Jenaische Zeitschrift

für

NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft

zu Jena.

Achtunddreissigster Band.

Neue Folge, Einunddreissigster Band.

Mit 28 Tafeln und 36 Abbildungen im Texte.

Jena,

Verlag von Gustav Fischer

1904.

Inhalt.

Jenaische Zeitschrift

für

NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft

zu Jena.

Achtunddreissigster Band.

Neue Folge, Einunddreissigster Band.

Erstes Heft.

Mit 6 Tafeln und 3 Figuren im Text.

Inhalt.

Preis: 16 Mark.

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1903.

Zusendungen an die Redaktion erbittet man durch die Verlagsbuchhandlung
Ausgegeben am 1. August 1903.

Beiträge zu einer Trophocöltheorie.

Betrachtungen und Suggestionen über die phylogenetische Ableitung der Blut- und Lymphbehälter, insbesondere der Articulaten.

Mit einem einleitenden Abschnitt über die Abstammung der Anneliden.

Von

Arnold Lang.

Hierzu Tafel I—VI und 3 Figuren im Text.

Vorbemerkung.

Bei den Vorarbeiten für eine neue Abteilung der zweiten Auflage meines Lehrbuches der vergleichenden Anatomie, welche die „Einleitung zu den Metazoa" enthalten wird, die ein sehr ausgedehntes Literaturstudium erforderte, habe ich meine besondere Aufmerksamkeit der Frage nach der Entstehung der Metamerie, ein Problem, das ich seit dem Erscheinen meiner Gunda-arbeit nie aus den Augen verloren habe, und der Frage nach dem phylogenetischen Ursprung und der morphologischen Bedeutung der ernährenden Hohlräume des Körpers gewidmet. Da ich die Gesichtspunkte, die ich dabei gewonnen habe, im Lehrbuch selbst nur summarisch darlegen kann und von einer Vorführung des ausgedehnten Belegmateriales dort ganz absehen muß, so habe ich mich zu der Publikation dieser vorliegenden ausführlichen, theoretischen Abhandlung entschlossen. Dabei hat meinen Entschluß die Erwägung ganz wesentlich erleichtert, daß auch diejenigen, die sich meinen Ansichten nicht anschließen, aus der Zusammenstellung der weitschichtigen Litteraturangaben Nutzen ziehen können.

Was die Hämocöltheorie anbetrifft, so enthält die vorliegende Abhandlung zunächst eine Aufzählung der theoretischen Hauptsätze, zu deren Aufstellung ich gelangt bin und die sich auf alle Abteilungen der mit einem Blutgefäßsystem ausgerüsteten

Tiere, die Nemertinen und Echinodermen ausgenommen, beziehen, und sodann die Materialien, auf die sich der die Anneliden betreffende grundlegende Teil der Theorie stützt.

Die Belegmaterialien für die die übrigen Abteilungen betreffenden Thesen sollen successive nachgeliefert werden.

Dankbar gedenke ich hier der fortwährenden bereitwilligen Unterstützung, deren ich mich bei der Ausarbeitung der vorliegenden Schrift von seiten meines Freundes und treuen Mitarbeiters, des Herrn Privatdozenten Dr. K. HESCHELER, zu erfreuen gehabt habe.

Erster Hauptabschnitt.

Ueber die Abstammung der Anneliden.

Mit den Problemen, die in der vorliegenden Schrift erörtert werden sollen und die sich in erster Linie auf Organisationsverhältnisse der Articulaten (Anneliden und Arthropoden) beziehen, ist die Frage nach dem phylogenetischen Ursprung der Anneliden und speziell ihrer Metamerie innig verknüpft. Es wird deshalb gerechtfertigt erscheinen, wenn in einem ersten Hauptabschnitt die wichtigsten Theorien, welche diese Frage zu beantworten versuchen, skizziert und, wenigstens nach gewissen Richtungen hin, kritisiert werden.

Uebersichten über diesbezügliche Theorien haben schon HATSCHEK und EISIG gegeben.

HATSCHEK (1888—1891) unterscheidet in seinem vortrefflichen, ideenreichen Lehrbuch der Zoologie folgende Haupttheorien über die phylogenetische Entstehung der Metamerie:

1. Theorie. Ableitung der Metamerie von der lokomotorischen Segmentation.

2. Theorie. Ableitung der Metamerie von der Pseudometamerie (LANG).

3. Theorie. Die Metamerie als Kormenbildung (HAECKEL).

4. Theorie. Ableitung der Metamerie von dem terminalen Wachstum der Scoleciden (ältere Ansicht von HATSCHEK).

5. Theorie. Ableitung der Metamerie von dem radiären Bau der Scyphozoen (SEDGWICK).

Bei dieser Uebersicht handelt es sich um die Entstehung der Metamerie überhaupt und nicht speziell um den Ursprung der Metamerie der Anneliden.

Dagegen beschränkt sich die Uebersicht, die EISIG (1898) in seiner schönen Entwickelungsgeschichte der Capitelliden gibt, auf die Theorien über die Abstammung der Anneliden und den Ursprung ihrer Metamerie, wobei ihn die Abstammung in erster Linie, die Ausbildung der Metamerie aber erst in zweiter Linie interessiert.

EISIG unterscheidet zwei Hauptgruppen von Theorien, 1) solche, welche die Trochophora als Stammform der Anneliden anerkennen und 2) diejenigen, welche der Trochophora eine solche phylogenetische Bedeutung absprechen.

Als Anhänger der Trochophoratheorie citiert er BÜTSCHLI, SEMPER, HATSCHEK, BALFOUR, KLEINENBERG, SALENSKY, KORSCHELT und HEIDER, THIELE und als Gegner derselben LANG, GOETTE, WILSON, E. MEYER und RACOVITZA.

EISIG selbst, der früher unentschieden war, erklärt sich jetzt als überzeugten Anhänger der Trochophoratheorie.

Als Hauptbegründer der Trochophoratheorie wird von EISIG, wie recht und billig, HATSCHEK bezeichnet.

Neben GEGENBAUR und HAECKEL ist HATSCHEK, nachdem er seine frühere Auffassung (Ableitung der Metamerie von dem terminalen Wachstum der Scoleciden) aufgegeben, auch ein Hauptvertreter der Kormentheorie geworden. Wie mir scheint, hat keiner diese letztere Theorie schärfer durchgedacht als er. Es hat auch kein Gegner ihre Schwierigkeiten genauer erkannt. Die Trochophoratheorie und die Kormentheorie treten in der Literatur eng miteinander verbunden auf. Man kann sagen, alle Freunde der ersteren sind auch Anhänger der letzteren. Da diesen Theorien die historische Priorität gehört, so sollen sie auch hier den Vortritt haben.

Die Trochophoratheorie.

Ihr Inhalt ist allbekannt. Er läßt sich kurz dahin resümieren, daß die Trochophoralarve, die in der Entwickelung der Anneliden, Mollusken und in mehr oder weniger modifizierter Form auch in anderen Abteilungen des Tierreichs vorkommt, in den

Grundzügen der Organisation die gemeinsame Stammform aller dieser Tiergruppen rekapituliere. Nahe Verwandte dieser Stammform, des Trochozoon, hätten sich in den Rotatorien erhalten, über deren eigenen Anschluß nach unten die Ansichten auseinandergehen.

Diese Theorie scheint wohl begründet, und eine Menge von Tatsachen sprechen zu ihren Gunsten.

In das Lob, das ihr und ihren Urhebern die Anhänger spenden, möchte ich als Gegner einstimmen.

Ich gebe die weite Verbreitung der Trochophoralarve und von Larvenformen, die sich auf sie zurückführen lassen, zu. Das sind Tatsachen.

Ich gebe zu, daß die typische Trochophoralarve (im Sinne von HATSCHEK, EISIG etc.) eine alte, ursprüngliche Larvenform ist, doch sage ich ausdrücklich „Larvenform“ und nicht „Stammform“.

Ich gebe mit HATSCHEK (1878) vollständig zu, „daß man die Trochophora der Anneliden, wenn sie auf dieser Entwickelungsstufe geschlechtsreif würde, der Klasse der Rotatorien einordnen müßte“. Ich gebe zu, daß die Verwandtschaft durch die fortgesetzten Untersuchungen immer fester begründet worden ist. Ich pflichte EISIG bei, wenn er nach dieser Richtung der ZELINKAschen Entdeckung (1888) eines unteren Schlundganglions bei Rädertieren eine große Bedeutung beimißt und eine nicht minder große seinem eigenen (EISIG's) Nachweis, „daß in der komplizierten Entwickelung des Stomodaeums zwischen Rotatorien und Anneliden eine so schlagende Uebereinstimmung herrscht, daß jeder Versuch, dieselbe anders als durch nahe Blutsverwandtschaft zu erklären, gezwungen erscheinen müßte“.

Ich habe auch wiederholt anerkannt, daß durch die nachgewiesene Verwandtschaft der Trochophoralarve mit Organismen, die im erwachsenen Zustande im wesentlichen auf ihrer Organisationsstufe stehen, die Position der Anhänger der Trochophoratheorie bedeutend verstärkt wird.

Wenn ich trotzdem der Trochophoratheorie nicht beipflichten kann, so bestimmen mich zu meiner ablehnenden Haltung folgende Hauptgründe prinzipieller Natur.

1) Die Trochophoratheorie vermag auch mit Zuhilfenahme der Kormentheorie die Entstehung der Anneliden-Metamerie am Körper des ungegliederten Trochozoon nicht befriedigend zu erklären.

2) **Die Theorie der Verwandtschaft der Anneliden mit Turbellarien und der Ableitung ihrer Metamerie von der Pseudometamerie scheint mir nach dieser Richtung, besonders vergleichend-anatomisch und organogenetisch, mehr zu leisten.**

3) **Die Rotatorien wie auch Dinophilus etc. scheinen mir nach wie vor sehr stark im Verdachte der Neotenie** (Kollmann) **zu stehen, d. h. als geschlechtsreif gewordene Larvenformen, nicht aber als Stammformen, betrachtet werden zu müssen.**

Der erste Punkt wird im nächsten Abschnitt eingehend besprochen werden.

Zur Begründung der sub 2 geäußerten Ansicht, die ich immer verfochten habe, wird in der vorliegenden Schrift an verschiedenen Stellen neues und altes Indizienmaterial zusammengetragen.

Ueber den dritten Punkt will ich gleich hier einige Bemerkungen anbringen.

Die Ansicht, daß die Rotatorien neotenische Organismen seien, wurde von mir zum erstenmale in meiner Monographie der Polycladen (1884, p. 678) geäußert. Dort wurde die Abteilung der Rädertiere als das letzte Glied einer Reihe von Formen betrachtet, die aus den gegliederten Stammformen der Anneliden dadurch hervorgegangen sind, daß die Tiere immer frühzeitiger, schließlich schon auf einem frühen Larvenstadium, geschlechtsreif wurden.

Hierzu bemerkt Eisig in seiner neuesten Arbeit (1898), nachdem er sich dahin geäußert, daß kein einziger Einwand der Gegner der Trochophoratheorie diese ernstlich zu gefährden vermöge, folgendes: „**So ist die Ansicht** Langs, **daß die Rotatorien lediglich als geschlechtsreif gewordene Annelidenlarven (also Trochophoren) zu betrachten seien, eine bloße Vermutung, und zwar eine Vermutung, welche ihrerseits wieder auf der unbewiesenen Voraussetzung beruht, daß die Trochophora eine sekundäre, durch das pelagische Leben hervorgerufene Larvenform darstelle.**"

Die Frage, ob und wie weit die Trochophora als eine sekundäre Larvenform aufzufassen ist, werde ich später diskutieren. Hier wollen wir prüfen, ob die Ansicht von der neotenischen Natur der Rotatorien wirklich so ganz leere Vermutung ist.

Die Frage der Neotenie überhaupt (der Ausdruck stammt von Kollmann) hat Boas (1896) in einer besonderen vortrefflichen

Abhandlung diskutiert und an der Hand von Beispielen aus verschiedenen Tiergruppen erläutert. Ich verweise, um nicht zu weitläufig zu werden, auf diese Schrift und begnüge mich hier mit der Besprechung der Frage der Neotenie der Rotatorien und einiger anderen Formen oder Formengruppen, die als niedere Anneliden betrachtet werden oder die, sei es zu den Rotatorien, sei es zu den Anneliden oder zu beiden in verwandtschaftlichen Verhältnissen stehen oder von denen solche Beziehungen vermutet werden.

Schon in meiner Monographie der Polycladen (1884) sprach ich mich bei Anlaß der Diskussion der systematischen Stellung der Gattung Dinophilus dahin aus, daß Dinophilus nicht zu den Turbellarien gehöre, sondern als eine neotenische Form zu den Anneliden zu stellen sei. Nachdem ich die tiefgreifenden Unterschiede zwischen Turbellarien und Dinophilus hervorgehoben und die Meyer'sche Entdeckung von 5 Paar Nierenkanälchen vom Typus der später sogenannten Protonephridien signalisiert, drückte ich mich folgendermaßen aus (p. 679):

„Ich glaube, daß Dinophilus irgendwo in der Reihe unterzubringen ist, welche von den Anneliden durch die sogenannten Archi-Anneliden hindurch zu den Rotatorien führt; da treffen wir Formen ohne Fußstummeln, ohne Borsten, mit Wimperringen, mit übereinstimmenden Geschlechtsorganen, mit beinahe identischem Pharynx und mit After. Der geschlechtliche Dimorphismus erinnert absolut an Rotatorien. Die Segmentalorgane von Dinophilus gyrociliatus sind beinahe identisch mit denen der Larven von Nereis, bei denen nach Ed. Meyer's Untersuchungen mehrere Paare einfacher, intracellulärer (sollte heißen mit intracellulärem Lumen ausgerüsteter), mit Wimperzellen endigender Segmentalorgane vorhanden sind. Das Weibchen von Dinophilus ist buchstäblich weiter nichts als eine Annelidenlarve ohne Borsten und mit Geschlechtsorganen."

Als ich dies schrieb und auch später noch, bis zum Erscheinen der Boas'schen Abhandlung, hatte ich keine Ahnung davon, daß Metschnikoff schon im Jahre 1866 zu einer ganz ähnlichen Ansicht gelangt war. Durch Untersuchung des Dinophilus in Neapel hatte er sich davon überzeugt, daß dieses Tier mit den Gastrotrichen und Rotatorien verwandt ist, „daß dasselbe keineswegs zu den echten Turbellarien gehört, wie man es gewöhnlich annimmt". Vor allem sei es „die Anwesenheit eines gegliederten Schwanzes, der besonderen Flimmergürtel und des

Bauchwimperapparates, ferner auch das Vorhandensein einer, keiner Turbellarie zukommenden, Cuticula, welche Dinophilus von diesen Tieren sehr bedeutend unterscheidet". Auch der eigentümliche Rüssel von Dinophilus finde kein Analogon im Nemertinenrüssel, sondern verhalte sich wie derjenige vieler Anneliden. „Wenn aber", so fährt METSCHNIKOFF fort, „Dinophilus mit den Turbellarien nur einige Verwandtschaftsverhältnisse besitzt, so zeigt derselbe eine außerordentlich große Aehnlichkeit mit einigen Annelidenlarven und besonders mit der von mir in Neapel gefundenen Larve der Gattung Lysidice. Diese Larve ... trägt in früheren Stadien, zur Zeit, wo sie noch keine Borsten besitzt, mehrere (fünf) Wimperringe und ist außerdem mit einem Bauchwimperkleide versehen; ferner besitzt dieselbe auch einen, dem von Dinophilus vollkommen analogen Schwanz." — „Aus dem Gesagten ziehe ich den Schluß, daß Dinophilus als eine stationäre Annelidenlarve zu betrachten ist und mithin zu den Anneliden ebenso, wie Appendicularia zu den Ascidien sich verhält[1])."

Die Ansicht, daß die Rotatorien und Dinophilus neotenische Organismen seien, habe ich seit 1884 wiederholt verfochten, so z. B. in meiner ersten Jenenser Rede (1887) und in meinem Lehrbuch der vergleichenden Anatomie (1888). Ich citiere einige diesbezügliche Sätze aus jener Rede: „Diese Tiere (die Rotatorien und Dinophilus) können als geschlechtsreif gewordene Larven gedeutet werden, bei denen eben infolge des Auftretens der Frühreife die weitere Entwickelung in das erwachsene Tier allmählich ganz unterblieb. Bei Dinophilus erscheint die Geschlechtsreife weniger weit zurück auf junge Larvenstadien verlegt, als bei den Rädertieren. Er entspricht einem weiter entwickelten Stadium der Trochophora, an der schon ein Teil des gegliederten Rumpfes ausgebildet ist." — „Dinophilus besitzt mehrere Wimperkränze und Exkretionsorgane vom Typus derer der Annelidenlarven. Die Rädertiere verdanken ihren Namen einem Räderapparat, der allgemein mit einem Larvenwimperkranze verglichen wird, und ihre Exkretionsorgane erinnern auch sehr an die mancher Annelidenlarven." „Wimperkränze aber sind entschieden larvale Bildungen, die sonst ausschließlich bei Larven vorkommen." „Auch Polygordius und andere

1) Von mir hervorgehoben.

‚Archianneliden‘ zeigen viele Charaktere, die man gewiß mit Recht für embryonale, vielleicht aber trotzdem nicht für ursprüngliche halten kann.“

Im Winter 1866—1867 fanden Claparède und Mecznikow (1869) in Neapel im Bodensatz ihrer Aquarien „nicht selten kleine Eunicidenlarven, deren Entwickelung“ sie „bis zur Geschlechtsreife zu verfolgen vermochten. Dadurch erlangten“ sie „die Ueberzeugung, daß es sich um eine bisher gänzlich unbekannte Form handelte, die, selbst im reifen Zustande, sehr winzig bleibt und das ganze Leben hindurch gewisse Merkmale beibehält, die sonst nur den Larven zukommen, so die Wimperreifen[1].“ In der Tat fanden sie Individuen mit reifen Eiern, welche „Larvenmerkmale durchaus nicht abgelegt hatten“. Sie nannten die neue Tierform „Ophryotrocha puerilis“. Man wird mir beipflichten, wenn ich sage, daß ich „puerilis“ hier dem Sinne nach richtig mit „larvenhaft“ übersetze.

Bonnier, der 1893 den Kieferapparat von Ophryotrocha studierte, gelangte besonders auf Grund des Umstandes, daß damals nur die Weibchen von O. bekannt waren, dazu, folgende Fragen zu stellen:

„Sommes-nous en face d'un fait de néoténie, est-ce une forme adulte qui a conservé le caractère larvaire des couronnes ciliaires[1] . . .?“ „Ou bien, est-ce un fait de progénèse et n'a-t-on observé que des formes larvaires devenues sexuées avant l'age adulte sous l'influence d'un facteur que nous ne pouvons encore déterminer?“

Korschelt, welcher die Form neuerdings (1894) genau untersuchte, spricht ebenfalls von der großen Uebereinstimmung, welche dieser merkwürdige Wurmtypus mit den polytrochen Annelidenlarven zeigt. Bei der Feststellung ihrer Verwandtschaftsverhältnisse war für ihn von Interesse „der lange Bestand der Wimperkränze, den“ er „außerdem noch bei anderen Formen, z. B. bei einer Nereis-Art, nachweisen konnte. Dieser larvale Charakter bleibt also ungewöhnlich lange erhalten[1] ...“.

In seiner schon citierten Abhandlung (1896) bespricht Boas auch die Fälle von Neotenie bei den Würmern. Er erwähnt zu-

1) Von mir hervorgehoben.

nächst Ctenodrilus und hält diesen Wurm im Gegensatz zu v. KENNEL, der in ihm eine sehr alte primitive Form sieht, für eine rückgebildete und ihr einziges Paar Nephridien, die nach v. KENNEL der Kopfniere von Polygordius homolog sind, für neotenisch erworbene Organe.

Sodann betont auch BOAS, daß die zu den Euniciden gehörende Ophryotrocha puerilis eine sehr deutliche Neotenie aufweist. Dieser Wurm zeichne sich „besonders durch den lebenslänglichen Besitz der sonst nur den Polychäten-Larven eigentümlichen Wimperkränze aus“. Sodann wird auch das Männchen von Bonellia als neotenisch aufgefaßt, in Uebereinstimmung mit SPENGEL, welcher von einem „Zurückbleiben auf der Stufe einer Larve mit einseitiger Entwickelung der Geschlechtsstoffe“ spricht. BOAS hält ferner ebenfalls dafür, daß die Gattung Dinophilus in neotenischem Sinne aufzufassen sein dürfte. Die Form sei insofern noch von besonderem Interesse, als sie — die Richtigkeit der Auffassung, daß sie neotenisch sei, vorausgesetzt — „eine besonders schlagende Analogie zu den Kiemenlurchen darbieten würde; ist doch hier wie dort, nicht wie bei den meisten von uns angeführten Beispielen, von der Peristenz einzelner jugendlicher Charaktere, sondern von einem totalen Stehenbleiben auf larvaler Stufe[1]) (natürlich von der Entwickelung der Geschlechtsprodukte abgesehen) die Rede“.

Des weiteren glaubt BOAS, und hierin befindet er sich in Uebereinstimmung mit einer Reihe anderer Forscher (z. B. EISIG, ich selbst), daß die epitheliale Lage des Nervensystems, die bei Chätopoden verschiedener Abteilungen konstatiert wird, eine neotenische Erscheinung sei. In dieser Weise ist von EISIG und mir besonders auch das epitheliale Nervensystem der sogenannten Archianneliden aufgefaßt worden.

Zum Schlusse widmet BOAS auch den Rotatorien einige Bemerkungen. Er weist auf die von verschiedenen Seiten betonte Aehnlichkeit zwischen Trochophora und Rotatorien, auf die Ansicht, daß die Trochophora eine Stammform repräsentiere, und auf die Auffassung hin, nach welcher die Rotatorien im ganzen primitive Formen seien, die, um mit KORSCHELT und HEIDER (1890) zu reden, „noch die nächsten Beziehungen zu der trochophora-ähnlichen Stammform erkennen lassen, und welche deren Bewegungsweise und

1) Von mir hervorgehoben.

Organisationscharakter mit einigen sekundären Veränderungen beibehalten haben.“ Dann sagt er: „Von dieser Auffassung kann natürlich für diejenigen, welche die Trochophora lediglich als eine Larvenform betrachten und die Anneliden von nemertinenähnlichen Ahnen ableiten, nicht die Rede sein. Für diese — zu welchen ich gehöre — werden wohl bezüglich der Stellung der Rotatorien nur zwei Möglichkeiten in Betracht kommen können: entweder diejenige, die Rotatorien als aberrante Plattwürmer aufzufassen, oder die, dieselben als auf der Larvenstufe stehen gebliebene Anneliden, also als neotenische Formen zu betrachten[1].“ Boas selbst wagt diese Frage, der er ein besonders großes Interesse zuschreibt, nicht zu entscheiden. Immerhin aber möchte er bemerken, „daß man für den Fall, daß die Rotatorien in neotenischem Sinne aufgefaßt werden, sich schwerlich den Typus derartig allmählich entstanden denken darf, wie Lang es will („auf immer früheren Entwickelungsstadien geschlechtsreif“); vielmehr sind solche neotenische Typen wohl überall derartig entstanden, daß plötzlich eine Larve geschlechtsreif wurde, wie wir es noch bei Triton sehen; allmählich wurde dann dies Verhalten innerhalb der Art allgemein (Axolotl), zuletzt ausschließlich (Proteus und andere)“.

Von einer Erörterung dieser letzteren Frage kann ich hier absehen, da sie unser Problem nicht direkt berührt. Dagegen darf ich wohl konstatieren, daß Boas auf einem ganz ähnlichen Standpunkt steht, wie derjenige ist, den ich stets eingenommen. Ich muß aber die Platodenverwandtschaft der Rotatorien entschieden verneinen. Die Kiefer, das Räderorgan, der Magen mit Magendrüsen, der After, der Fuß, die chitinisierte Haut sind den Platoden durchaus fremdartig — wir finden aber ihresgleichen bei den Ringelwürmern oder ihren Larven und neotenischen Repräsentanten. Die Organe aber, in denen eine Aehnlichkeit festgestellt werden kann, Nephridien und Ovarien, resp. Keimdotterstöcke, sind zugleich auch solche, deren Homologien mit entsprechenden Organen von Anneliden oder deren Larven kaum bezweifelt werden können. So bleibt mir eben — wenn ich im Sinne von Boas konsequent sein will — nichts anderes übrig, als mich dafür zu entscheiden, daß die Rotatorien trochophoraähnliche, neotenische Organismen sind.

1) Von mir hervorgehobon.

In den vorstehenden Referaten sind auch die „Archianneliden“ erwähnt worden. Es gibt in der Tat eine ganze Reihe von Forschern, welche stark bezweifeln, daß diese Tiere primitive Formen sind, so kürzlich wieder GOODRICH (1901). Diese Forscher halten die Tiere meistens für sekundär vereinfachte Formen. Die epitheliale Lage des Nervensystems, die vollständig homonome Gliederung, das Fehlen von Parapodien und Borsten werden meist als Verharren auf frühen larvalen oder embryonalen Zuständen gedeutet. Hier, in diesem Zusammenhang, ist es gewiß am Platze, darauf hinzuweisen, daß die Archiannelidengattung Protodrilus, welche HATSCHEK für diejenige hält, die der Stammform der Anneliden am nächsten steht, abgesehen von der ventralen Wimperrinne zahlreiche Wimperkränze besitzt, und zwar am Kopfsegment (Prosoma) einen doppelreihigen präoralen, einen postoralen und zwei folgende Wimperkränze, sodann segmentale Wimperkränze, je einen vor und hinter jeder Segmentgrenze.

Und nun wollen wir wieder auf die EISIGsche Aeußerung zurückkommen: „so ist die Ansicht LANGS, daß die Rotatorien lediglich als geschlechtsreif gewordene Annelidenlarven (also Trochophoren) zu betrachten seien, eine bloße Vermutung.“

Gewiß ist sie eine Vermutung! Ist sie aber eine bloße Vermutung, d. h. doch wohl deutlicher gesagt, eine durch keine Gründe gestützte Meinung, eine willkürliche Annahme?

Was verlangt denn EISIG, damit die bloße Vermutung zu einer berechtigten Ansicht werde? Jede Tatsache, jede neue Tatsache, welche die Uebereinstimmung zwischen Rädertier und Trochophora dartut, wird von mir als Anhänger der Ansicht von der neotenischen Natur der Rotatorien selbstverständlich ebenso sehr anerkannt, gewürdigt und begrüßt, wie von irgend einem Trochophora-Theoretiker, der in den Rädertieren nahe Verwandte der trochophoraähnlichen Stammform der Anneliden erblickt.

Wovon hängt denn die Entscheidung ab? Erstens doch wohl von der Entscheidung der Frage, welche von den verschiedenen Theorien über den Ursprung der Anneliden die am besten begründete, die plausibelste ist. Da nach meiner Meinung die Trochophoratheorie die Hauptsache, die Entstehung der Metamerie nämlich, nicht zu erklären vermag und mir die Ableitung des Annelids von pseudometameren turbellarienähnlichen Tieren besser begründet erscheint, so wird mir doch EISIG zugeben müssen, daß

ich die Uebereinstimmung von Trochophora und Rädertier von meinem Standpunkte aus ebenfalls erklären muß!

Nun liegt die neotenische Erklärung doch so nahe! Es handelt sich doch wohl darum, zu zeigen, daß die Rotatorien Larvenmerkmale besitzen, solche Merkmale, wie sie vorzugsweise oder ausschließlich Larven im Gegensatz zu den erwachsenen Tieren zukommen.

Und nun frage ich Eisig: Welches von allen Larvenmerkmalen, die etwa aufgezählt werden könnten, ist dasjenige, das für die Larvenformen im Gegensatz zu den erwachsenen Formen bei den wirbellosen Meerestieren der verschiedensten Abteilungen am meisten charakteristisch und am weitesten verbreitet ist? Wenn man in Berücksichtigung zieht, daß der Arthropodenkörper keine Cilien bildet, so wird die Antwort gewiß lauten: das Wimperkleid im allgemeinen und die Wimperkränze im besonderen. Wimperkränze sind spezifische Larvenmerkmale.

Wir haben auch oben gesehen, wie verschiedene Forscher ganz unabhängig voneinander durch das Vorhandensein von Wimperkränzen zu der Annahme der neotenischen Natur einer Anzahl von Wurmformen gelangt sind, die in den Verwandtschaftskreis der Anneliden und Rotatorien gehören. Darunter befinden sich mehrere Autoren, die doch wohl auch in den Augen meiner Gegner unverdächtige Zeugen sind, solche, denen man nicht vorwerfen kann, daß ihr Urteil durch eine eigene Lieblingstheorie beeinflußt worden sei. Claparède und Mecznikow haben 1869 gewiß ohne alle theoretische Voreingenommenheit die Ophryotrocha als puerilis bezeichnet.

Warum sollte man nun aber plötzlich vor den Rotatorien Halt machen und diesen Tieren als ehrwürdigen Stammonkeln die Reverenz erweisen, derweilen sie die puerilsten sind. Warum sollen wir vor dem larvenhaftesten Merkmal der Trochozoen, vor dem Räderorgan oder Prototroch, Halt machen?

In der Tat wäre das die größte Inkonsequenz! Und es will mir scheinen, daß Eisig, anstatt zu sagen, meine Ansicht sei eine bloße Vermutung, vielmehr, falls er sich einen Augenblick auf den Standpunkt der Gegner der Trochozoonabstammung der Anneliden stellt, zugeben sollte, daß für die neotenische Auffassung der Rotatorien das stärkste Argument spricht, das überhaupt herbeigezogen werden kann: das Larven-

merkmal des Wimperkranzes, im vorliegenden Falle des Prototrochs oder Räderorganes.

Die Kormentheorie.

Die Kormentheorie ist ein Supplement der Trochophoratheorie. Die letztere behauptet die Abstammung der Articulaten und Mollusken und vielleicht noch anderer Tiergruppen von trochophoraähnlichen Stammformen, als deren lebende Verwandte die Rotatorien betrachtet werden. Die Kormentheorie dagegen ist eine specielle Articulatentheorie. Sie stellt sich die Aufgabe, die Entstehung des metamer gegliederten Körpers der Articulaten, speziell der Ringelwürmer, aus dem ungegliederten Körper der trochophoraähnlichen Stammform zu erklären. Sie ist gewiß für den Anhänger der Trochophoratheorie der zunächstliegende Erklärungsversuch der Entstehung der Annelidenmetamerie, und wir konstatieren, daß nunmehr, nachdem auch HATSCHEK zu ihr zurückgekehrt ist, sozusagen alle Vertreter der Trochophoratheorie (mit Ausnahme von EISIG?) Anhänger der Kormentheorie zu sein scheinen.

Es muß aber zugegeben werden, daß beide Theorien nicht notwendig miteinander verknüpft sind.

Die Kormentheorie variiert in ihrer Begründung durch ihre verschiedenen Vertreter das Thema, daß der Articulatenkörper als eine Art Tierkolonie oder Tierstock, als ein Cormus zu betrachten sei, der durch das Auftreten eines Knospungs- oder unvollständigen Teilungsprozesses, also durch die Installation der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, aus dem ungegliederten Trochozoon entstanden sei, und daß durch einen solchen Prozeß auch heute noch der gegliederte Körper des Erwachsenen aus dem ungegliederten Körper der stammformähnlichen Larve ontogenetisch hervorgehe.

Wir hätten es also, im Grunde genommen, mit einer Art Generationswechsel zu thun. Aus dem befruchteten Ei entwickelt sich eine ungeschlechtliche Generation (die Trochophorageneration). Diese pflanzt sich ungeschlechtlich fort und liefert eine lineare Kolonie von Individuen (Metameren), die miteinander in organischem Zusammenhang bleiben und von denen die meisten zu Geschlechtsindividuen werden. Aus den befruchteten Eiern dieser Generation geht wieder die ungeschlechtliche Trochophorageneration hervor.

Die präzise Frage ist also die: ist der Articulatenkörper ein durch ungeschlechtliche Fortpflanzung erzeugter Tierstock?

Es ist sicherlich für die Lösung des Metamerieproblems nicht ersprießlich und förderlich, diese klare Fragestellung zu umgehen oder sie zu verwischen, wie dies z. B. LANKESTER kürzlich noch (1900) getan hat. Nachdem dieser große Zoologe gesagt, daß die Coelomocoela (die Metazoa mit Ausschluß der Coelenterata) häufig durch Wachstum „along the oroanal axis“ Ketten von kompletten oder inkompletten Individuen erzeugen, die durch teilweise oder vollständige Teilung senkrecht zu dieser Achse entstehen (Metamerie), bemerkt er: „An apparently similar process is seen in the segmentation and division of the Scyphistoma polyp at right angles to the oro-aboral axis.“ Sodann kommt eine Stelle, in welcher LANKESTER gewiß mit Recht verlangt, daß die genauen historischen Beziehungen zwischen der Metamerie und Wiederholung von Teilen bei den Coelomocoela einerseits und der Erzeugung und Loslösung von metameren „Knospen“ oder neuen Individuen andererseits in jeder besonderen Tiergruppe von Fall zu Fall besonders untersucht werden müssen. Gleich nachher aber gibt er diesen reinlichen Standpunkt wieder auf:

„Whilst it is certainly not necessary to suppose that metameric segmentation is actually derived from an arrested formation of strobilated buds, which at one time were set free, it is nevertheless tolerably certain that the fundamental property of the organism is the same in both cases, bud strobilation and metameric segmentation . . . .“

Diese fundamentale Fähigkeit des Organismus, die sich hier als Strobilation, dort als Segmentation offenbart, nennt LANKESTER „Merogenesis“.

Ob sich die Wissenschaft dabei beruhigen wird? Schon die ersten Begründer der Kormentheorie suchten mit derselben klare und bestimmte Vorstellungen zu verknüpfen. HAECKEL, der die Bezeichnung Metameren einführte, charakterisierte sie in seiner grundlegenden „Generellen Morphologie“ (1866) als morphologische Individuen 4. Ordnung. Im Gegensatz zu den Epimeren kommt den Metameren nach HAECKEL ursprünglich auch die physiologische Individualität zu.

„Die Metameren sind bei den niederen Formen des Tierstammes, in welchem sie auftreten, lediglich Multiplikationen der spezifischen Form der betreffenden Art, Wiederholungen, welche ursprünglich so unabhängig sind, daß sie sehr leicht sich voneinander abtrennen und daß alsdann jedes einzelne Metamer jene Speciesform mehr oder weniger vollständig repräsentiert“. Besonders lehrreich für die richtige Auffassung „der Metamerenbildung sei die allmähliche

Uebergangsreihe von ungegliederten Formen, wie sie uns die niederen Würmer (besonders Cestoden) zeigen".

Hier zeige sich „auf das klarste, wie dieselben Teile (Metameren), die in den niederen Formen als physiologische Individuen auftreten, in den höheren Formen nur den Rang von homodynamen Teilen haben". Die Entstehung der Metameren faßte HAECKEL schon damals als eine Art ungeschlechtlicher Fortpflanzung, als unvollständige Endknospenbildung auf.

Sehr scharf formulierte sodann GEGENBAUR (1870) die Kormentheorie der metamer gegliederten Tiere[1]). Auch er verglich die Metameren mit den Gliedern des Bandwurmkörpers, führte aber den Vergleich genauer durch (p. 162):

„Die Zulässigkeit einer solchen Auffassung scheint nur auf eine geringe Anzahl von Formen beschränkt zu sein, weil bei der größten Anzahl der Anneliden durch eine innigere Verbindung der Metameren ein einheitlicher Organismus gegeben ist. Beachtet man jedoch hierbei den Unterschied zwischen physiologischen und morphologischen Individuen, so wird einleuchten, daß eine Ausdehnung jener Auffassung vollkommen berechtigt ist. Der erste und der letzte Körperabschnitt sind die beim Ringelwurm zuerst differenzierten, alle übrigen nehmen zwischen diesen ihre Entstehung, und ganz dasselbe treffen wir bei den Cestoden. Es liegt somit hier eine Erscheinungsreihe vor, die an einem Ende zur Hervorbringung neuer Individuen führt, während sie am anderen Ende kompliziert gebautere und höher potenzierte Organismen entstehen läßt. Die Metamerenbildung ist also durch einen Sprossungsprozeß zu erklären, der unselbständige Produkte liefert, die zu einem Ganzen vereinigt bleiben."

Wenn GEGENBAUR den Vergleich nur noch ein klein wenig weiter verfolgt hätte, wäre er zweifellos auf seine großen Schwierigkeiten aufmerksam geworden. In seiner neuen „Vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere (Bd. I, 1898) äußert er sich sehr vorsichtig und zurückhaltend über die Zurückführung der Metamerie auf Sprossung.

Ich habe schon gesagt, daß meiner Ansicht nach kein Forscher die Kormentheorie so sorgfältig von verschiedenen Gesichtspunkten aus geprüft hat, wie HATSCHEK. Es ist dabei lehrreich, die Wandlungen zu verfolgen die HATSCHEKS Ansichten über den Ursprung der Metamerie durchgemacht haben.

---

1) In der 2. Auflage der „Grundzüge der vergleichenden Anatomie". Da mir die 1. Auflage (1859) nicht zugänglich ist, weiß ich nicht, ob und inwieweit GEGENBAUR schon damals ähnliche Ideen hatte.

Zum erstenmal hat sich HATSCHEK 1878 in seiner klassischen Abhandlung „Studien über Entwickelungsgeschichte der Anneliden“ mit diesen Fragen eingehend beschäftigt. Er widmet ihnen zwei Abschnitte; eine Betrachtung über die Entwickelung des gegliederten Baues der Anneliden und eine solche über die morphologische Bedeutung der Gliederung des Annelidenkörpers.

HATSCHEK betont zunächst die Analogie der Metamerenbildung mit dem Knospungsprozeß, z. B. bei Pedicellina. In beiden Fällen erfolgt in einem frühen Stadium der Entwickelung eine Teilung des primären Individuums. Der eine Teil geht der weiteren individuellen Entwickelung entgegen, während der andere, bei den Anneliden das Endsegment, auf der niederen Stufe der Entwickelung verharrt, bis er selbst sich zu einem neuen Teilungsprozeß anschickt u. s. w.

HATSCHEK konstatiert sodann, daß die Auffassung des Annelidenkörpers als Tierstock wohl die verbreitetste sei. Das Metamer werde als ein einem ungegliederten Tiere gleichartiges Individuum angesehen. Von diesem Standpunkte aus müßte man das Kopfsegment als das älteste sterile Individuum, die Metameren als die Geschlechtsindividuen des Stockes betrachten. Die Metamerenbildung, als ein Knospungsprozeß aufgefaßt, würde im allgemeinen diese Auffassung unterstützen. „Um sie aber zu begründen, müßte man die Organisation des Metamers und die des Kopfsegmentes auf denselben Grundtypus zurückführen können, man müßte nachweisen, daß beide aus derselben Urform entstanden seien[1].“

Dieser HATSCHEKsche Satz ist ebenso wichtig wie durchaus begründet und zutreffend. Kein Anhänger der Kormentheorie darf sich der Beantwortung der in ihm enthaltenen Hauptfrage entziehen. Und es ist dabei von vollständig nebensächlicher Bedeutung, wie man die Regionen des Annelidenkörpers und seiner Larve umgrenzt. Wenn man den Körper in Prostomium, Soma und Pygidium einteilt, wobei Prostomium und Larvensoma zusammen dem HATSCHEK'schen „Kopf“ entsprechen, so muß eben festgestellt werden, daß zu Beginn der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Knospung sich der Larvenkörper in zwei Stücke sondert, das Prostomium und Soma (Kopfsegment) einerseits und das Pygidium (Schwanzsegment) andererseits. Die Knospung be-

1) Von mir hervorgehoben.

steht doch wohl darin, daß das gesonderte Stück wieder regeneriert wird, wie am Bandwurmkörper nach Sonderung einer Proglottis, oder an der Strobila nach Sonderung einer Ephyra die unvollständig abgetrennten Stücke vom festgehefteten Stück aus immer wieder neugebildet werden. Was bei der Knospung der Trochophoralarve wieder regeneriert werden soll, ist eine dem unvollständig abgetrennten vorderen Stück (Prostomium + Larvensoma) gleichwertige Region. Diese sich immer wieder von neuem abgrenzenden und immer wieder vom Pygidium aus neu bildenden Regionen sind eben die Rumpfmetameren im Sinne HATSCHEKS. Ich betone mit HATSCHEK (und komme hierauf wieder zurück): kein Kormentheoretiker darf sich der Verpflichtung entziehen, den Nachweis zu liefern, daß Kopf und Metameren auf dieselbe Grundform zurückgeführt werden können.

„Sind wir nun im stande", frägt HATSCHEK, „diesen Nachweis zu führen?" Die Antwort lautet, daß sich eine Reihe von Tatsachen dafür geltend machen lassen können, so die Uebereinstimmung in der Anordnung der Muskulatur im Kopfsegment und Metamer, die Aehnlichkeit in Bau und Lagerung der Kopfniere und der Nierenkanäle der Metameren. — „Auch in Bezug auf die Leibeshöhle zeigen die Metameren ursprünglich dasselbe Verhältnis, wie das Kopfsegment, ihre abweichende definitive Leibeshöhle entwickelt sich erst sekundär." — „Der Mangel von Mund und Oesophagus könnte als Rückbildung gedeutet werden, die sich ungewungen durch die Zentralisation des Tierstockes zu einem Individuum höherer Ordnung erklären ließe."

Die bedeutendste Schwierigkeit bietet aber nach HATSCHEK — und ich will gleich bemerken, daß ich ihm hierin vollständig beipflichte — die Vergleichung des Nervensystems des Kopfes mit dem Nervensystem der Metameren. Ein Vergleich des Gehirnganglions mit dem Bauchmark der Metameren sei wohl ausgeschlossen. Die ursprüngliche Gleichwertigkeit von Kopfsegment und Metamer könne deshalb nicht angenommen werden, und es sei daher die Auffassung des Annelidenkörpers als Tierstock unhaltbar. „Kopf und Metamer stellen dann nichts anderes als verschiedene Körperteile dar; es ist das Kopfsegment dem metamerisch gegliederten Rumpfe gegenüberzustellen[1])."

Wie aber ist die Metamerie des Rumpfes in anderer Weise zu

1) Von mir hervorgehoben.

erklären? Die Annahme, daß sie sich als höhere Differenzierung eines ursprünglich ungegliederten Rumpfes deuten lasse, lehnt HATSCHEK ab. Die Entwickelung des metamerischen Rumpfes sei zweifellos ein Knospungsvorgang. Schließlich erwägt HATSCHEK die Annahme, daß es sich um die Vervielfältigung durch Knospung nur eines Körperteils, des Rumpfes nämlich, handle. Die Hauptsache dabei wäre die Vervielfältigung eines nur dem Rumpfe angehörenden Organsystems, nämlich der Generationsorgane.

Es sei mir hier gleich eine Zwischenbemerkung gestattet. Wenn der Annelidenkörper kein Tierstock ist und andererseits die Vervielfältigung der Generationsorgane bei der Rumpfmetamerie das Wesentliche ist, erscheint es dann nicht als das Zunächstliegende, niedere Tiergruppen zum Vergleich herbeizuziehen, bei welchen im Gegensatz zum sterilen Kopf (Vorderende) ein Rumpf mit zahlreichen Generationsorganen schon vorhanden ist (Turbellarien, Nemertinen)?

HATSCHEK hat diesen Gedanken selbst schon erwogen, aber ihm dann keine weitere Folge gegeben. In einem anderen Zusammenhang, wo er von der Segmentierung bei anderen Ordnungen des Wurmtypus spricht, sagt er nämlich folgendes:

„Auch bei den Nemertinen scheint ein metamerischer Körperbau vorzuliegen, denn es ist eine Wiederholung der Geschlechtsorgane und ein gleichmäßiger Bau der entsprechenden Körperabschnitte nachgewiesen. Wir können, wie bei den Anneliden, ein abweichendes Kopfsegment, in welchem keine Geschlechtsorgane sich finden, den Metameren des Rumpfes, die in der Wiederholung der Geschlechtsorgane ihren Ausdruck finden, gegenüberstellen."

Wenn, was wahrscheinlich sei, die Entwickelung der Metameren auch bei den Nemertinen vom undifferenzierten Hinterende ausgehe und zu derselben regelmäßigen Altersfolge führe, so müßte man den metamerischen Bau der Nemertinen und Anneliden als vollständig gleichwertig ansehen.

In seiner Abhandlung über die Entwickelungsgeschichte von Echiurus (1880) kommt HATSCHEK wiederum auf die Theorie der Segmentierung des Annelidenkörpers zurück. Er modifiziert seine früheren Ansichten in folgender Weise. Schon bei den niederen Bilaterien sind im allgemeinen die Organe, welche die hervorragend tierischen Funktionen versehen, auf den vorderen Körperabschnitt beschränkt, während der hintere Abschnitt die Anlage der Geschlechtsorgane enthält. Dieser Gegensatz prägt sich nun allmählich, sowohl anatomisch als ontogenetisch, immer deutlicher aus. „Der vordere Körperteil geht, da seine

Funktionsfähigkeit zuerst in Anspruch genommen ist, dem hinteren in der Entwickelung voraus (doch ist dieser Entwickelungsgang, wie ich glaube, auch auf phylogenetische Prozesse zu beziehen)". Ich hebe den Hauptsatz hervor. Er deckt sich vollkommen mit meiner eigenen Ansicht. Was aber in Klammern steht, ist mir unverständlich. Die animalischen Organe können doch phylogenetisch den vegetativen nicht vorausgeeilt sein!

Es tritt nun nach Hatschek die Erscheinung auf, daß das der Ausbildung des Kopfes nachfolgende Wachstum des Rumpfes kein gleichmäßiges, sondern ein terminales ist. „Während an seinem Vorderende die Differenzierungsprozesse beginnen, wird am Hinterende durch Wachstum neues Material zur Differenzierung geliefert." In diesem Vorgange, wie er z. B. bei den Nemertinen vorzuliegen scheine, möchte Hatschek nunmehr die Grundlage zur Metamerenbildung vermuten. Diese kam dadurch zu stande, daß die ursprünglich von vorne nach hinten kontinuierlich fortschreitende Differenzierung des Rumpfes zu einer absatzweisen wurde. Zur Erläuterung fügt Hatschek (1891) später hinzu: „Man vergleiche andere ähnliche Wachstumsvorgänge, z. B. das Wachstum des Tentakelkranzes bei den Tentakulaten."

So sehr ich diesen Erklärungsversuch als einen in einem Hauptpunkte befriedigenden anerkenne, so weit nämlich, als es das ontogenetische Geschehen anbetrifft; so wenig vermag ich in ihm eine wirkliche Erklärung der phylogenetischen Entstehung der Metamerie zu erblicken. Am ontogenetischen Teil des Erklärungsversuches habe ich die absatzweise Differenzierung zu beanstanden. In Wirklichkeit sind Wachstum und Differenzierung kontinuierlich, und es wird nur der Schein der absatzweisen Entwickelung dadurch hervorgerufen, daß in größerer Zahl hintereinander liegende Organe gebildet werden müssen. Die Vielzahl der Organe und ihre seriale Anordnung waren schon bei der Stammform vorhanden. Die metameren Bildungen kommen ontogenetisch nicht dadurch zu stande, daß jederseits ein Organ absatzweise gebildet wird, sondern dadurch, daß sie nicht alle auf einmal, sondern nur successive, eins nach dem anderen, gebildet werden können.

Hatschek scheint selbst durch diese neue Auffassung nicht befriedigt worden zu sein, denn er kehrt in seinem Lehrbuch (1891) wieder zur Kormentheorie zurück. Die Schwierigkeit in Bezug auf das abweichend gebaute Vorderende

erscheint ihm jetzt geringer mit Rücksicht auf die von mir (LANG 1888a u. b) vertretene und von ihm acceptierte, neuere Auffassung der Proglottidenbildung bei den Cestoden. Auch bei diesen Tieren liege eben nur die Vervielfältigung eines Körperteiles vor, die aber „ganz wohl auf einen Teilungsprozeß mit einseitig unterdrückter Regeneration zurückgeführt werden" könne. Es liege nun nahe, auch bei der Metamerie eine ähnliche Teilung mit unvollkommener oder unterdrückter Regeneration anzunehmen. Allerdings sei „bei den Cestoden, wo die abgeschnürte Proglottide ihre Lebensaufgabe nahezu vollendet hat (und die Gewebe überreif sind), die Unterdrückung der Regeneration leicht begreiflich; bei den Anneliden hingegen" könne „ein Grund hierfür nur in dem innigeren, bleibenden Zusammenhang der Teilstücke gesucht werden". So komme es, „daß ein vorderer Körperteil mit dem Cerebralganglion nebst seinen Sinnesorganen und dem Munde, den wir etwa als „„Prosthion"" bezeichnen können, nur einmal vorhanden ist. Nur das vorderste Teilstück besitzt ein Prosthion und entspricht annähernd einer vollkommenen Individualität, bei den nachfolgenden Metameren fehlt das Prosthion, die Regeneration desselben ist unterdrückt; diese entsprechen daher nur virtuellen Individualitäten". Es müsse übrigens bemerkt werden, daß auch ein anderer Körperteil, nämlich das Periprokt, als „Opisthion" nur einmal und zwar „am Endsegment vorhanden ist". Bezüglich der wichtigen Frage, „welches Körperstück der vorderen vollständigen Individualität entspräche", wären nach HATSCHEK zwei Möglichkeiten ins Auge zn fassen. Man könne entweder „das Prosoma als Prosthion betrachten und dieses nebst dem ersten Metamer für die erste Individualität halten, oder es könnte auch das Prosoma allein schon als vollständige Individualität gelten". HATSCHEK hält die letztere Deutung für die richtigere. „Doch bedürfen dann gewisse Eigentümlichkeiten des Prosoma noch einer näheren Erklärung, so vor allem der Mangel der Cölomsäcke." HATSCHEK begründet das hypothetisch dadurch, „daß das vorderste Individuum steril wurde und der Gonaden (Cölomsäcke) entbehrte."

Zusammenfassend stellt HATSCHEK seine theoretischen Anschauungen über die phylogenetische Entwickelung der Metamerie folgendermaßen dar:

„Zuerst erfolgte an einem trochophoraähnlichen Organismus eine Fortpflanzung durch Teilung und Regeneration, und zwar nach opisthoserialem Typus; die einzelnen Individuen kamen zur voll-

ständigen Trennung. Später kam es dazu, daß die Individuen zu einem Kettencormus vereinigt blieben, und zugleich kamen gewisse Modifikationen zur Ausbildung; das vorderste Individuum blieb als „„Amme““ steril, die folgenden Individuen wurden durch Unterdrückung der Regeneration je ihres Prosthions verlustig, dagegen erfuhren sie eine sekundäre weitere Ausbildung ihrer Organsysteme (besonders der epithelogenen Muskeln der Cölomsäcke). Wir können die hierdurch erfolgende Verschiedenheit von Prosoma und Metameren als die primäre Heteronomie bezeichnen. — So kommen wir zu der Anschauung, daß die Ausbildung der Metamerie zugleich auch die erste Ursache wurde für die Entstehung der sekundären Organe, die für die Cephalidier charakteristisch sind.“

Wir werden nachher diese neuesten Auffassungen Hatscheks diskutieren. Fürs erste nur die Bemerkung, daß Hatschek durch seine starke Betonung des Gegensatzes von Kopf und Rumpf seiner Kormentheorie selbst die größten Schwierigkeiten in den Weg legt. Wenn die Rumpfnieren, was sich ja freilich als unrichtig herausgestellt hat, nach Hatschek von einem Längskanal ausgebildet werden, der von der Kopfniere aus nach hinten auswächst, warum dann den Gegensatz von „Protonephridien“ und „Metanephridien“ so stark hervorheben? Es liegt doch dann vom Standpunkte der Kormentheorie am nächsten, sie als Modifikationen eines und desselben Grundorganes, das sich in allen durch Knospung gebildeten Individuen des Annelidencormus wieder regeneriert, zu betrachten!

Nach Hatschek hat kein Anhänger der Kormentheorie ihre Grundlagen einer so gründlichen Prüfung unterzogen. Eisig, von dem wir eine solche kritische Analyse wohl erwarten durften, tritt überhaupt gar nicht in die Diskussion ein. Die meisten, die der Kormentheorie zustimmen, tun dies ohne nähere Begründung oder unter ganz vager Berufung auf die vorübergehende oder dauernde Bildung ähnlicher Tierstöcke in anderen Abteilungen des Tierreiches. Als Beispiel citiere ich Brode, der sich in seiner Abhandlung über Dero vaga (1898) zu Gunsten der Theorie ausspricht, daß die segmentierten Tiere durch den Vorgang der Vermehrung durch Teilung entstanden sind. Er sagt, daß die von ihm in dieser Abhandlung vorgebrachten Tatsachen „have a very important bearing in support of the colonial theory of the origin of metamerism“. Man vermißt aber vollständig irgend eine nähere Begründung dieser Behauptung. Die kurz geschilderten Vorgänge der Fortpflanzung durch Teilung von Dero haben nicht die entfernteste Aehnlichkeit mit der Entwickelung der Metameren des

Annelidenkörpers. Brode stellt dann sofort, ohne auf Dero weiter Rücksicht zu nehmen, auf Microstoma ab. Ich citiere seine Ausführungen wörtlich, und zwar absichtlich, um zu zeigen, daß der Verfasser mit ihnen gerade das Gegenteil von dem erreicht, was er wahrscheinlich zu machen sucht.

„In illustration I may cite the case of Microstoma. This is a small Turbellarian which multiplies by means of fission. This unsegmented worm possesses an alimentary canal extending the length of the body, a so-called „„brain"" with two lateral nerve trunks and well-marked sense organs situated at the anterior end of the animal. The process of fission is such that the animal may show, according to von Graff, as many as sixteen individuals of varying ages in one chain. These subsequently separate, forming so many complete individuals. Before separation occurs we have a chain of individuals with a common alimentary canal and a nervous system extending the whole length of the chain. Each individual shows one or two pairs of sense organs at its anterior end. The individual mouth openings have not as yet pushed through. Should this temporary condition become permanent, whe should have a segmented form resembling in some essential features an annelid worm. — In the different forms of animals in which fission occurs we find several modes of fission. In the form mentioned each individual proliferates continuously. In some forms the proliferation is confined to one individual, while in others each individual in turn takes part in the proliferation. This last mode could be applied to the segmentation of an annelid. — Supposing that annelids arose in this manner, whe should expect to find the segments of the body practically homodynamous, with the more perfectly developed and highly specialised segments at the anterior end of the worm."

Die beistehenden Figuren erläutern schematisch den Knospungsprozeß von Microstoma einerseits und die ontogenetische Entstehung des Annelidenkörpers andererseits. Der Unterschied springt bei einer aufmerksamen Vergleichung sofort in die Augen.

Als ein Anhänger der Kormentheorie, der aber nicht zugleich auch Anhänger der Trochophoratheorie ist, ist H. M. Bernard zu nennen. In seiner kürzlich (1900) erschienenen Abhandlung „A suggested Origin of the segmented Worms and the Problem of Metamerism" geht Bernard bei der Ableitung des Annelidenkörpers von irgend einer möglichst einfach gebauten, freischwimmenden, bewimperten Cölenteratenform aus, die, anstatt frühzeitig festsitzend zu werden, „continued to be free-swimming long enough to put out buds". Ohne nun behaupten zu wollen, daß Knospenbildung nicht auch an anderen Körperstellen der freischwimmenden Form auftreten konnte, glaubt Bernard doch,

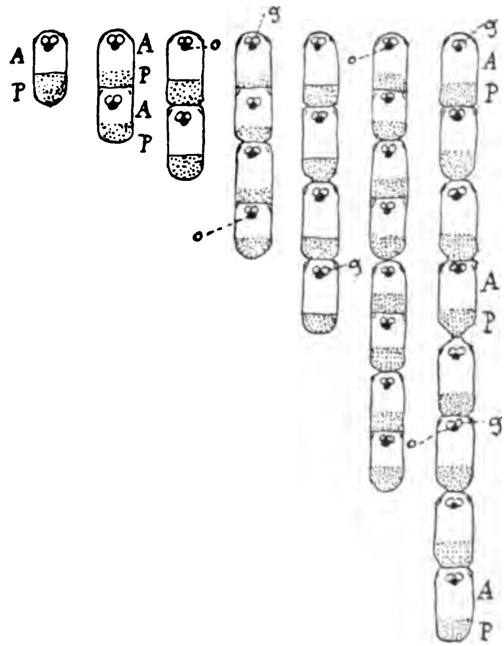


Fig. 1.

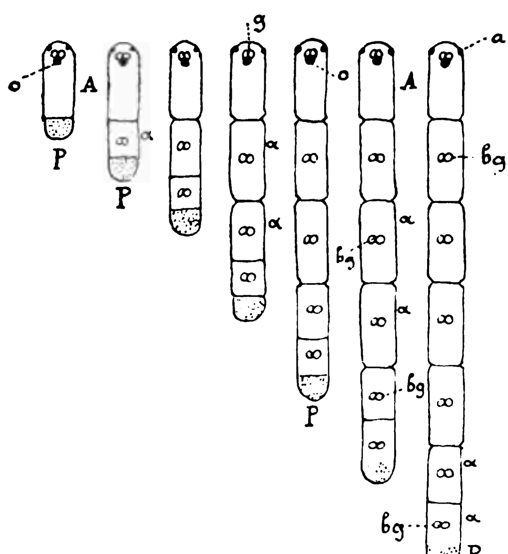


Fig. 2.

Fig. 1 und 2. Schemata zur Vergleichung des **Teilungsvorganges von Microstoma** (Fig. 1) und der **Metamerenbildung der Anneliden** (Fig. 2). Das hintere Teilstück *P* ist punktiert dargestellt. Es kommt bei den Anneliden als **Pygidium** oder **fortwachsendes Schwanzende** nur einmal in der Gliederkette vor, da die vorderen Teilstücke (**Kopfsegment** [*A*] und **Metameren** [*α*]) das hintere Teilstück nie wieder regenerieren. Bei Microstoma hingegen regeneriert jedes vordere Teilstück wieder ein hinteres, und jedes hintere wieder ein komplettes vorderes. *A* vorderes Teilstück mit Gehirnganglion (*g*), Pharynx (*o*) und Augen (*a*), bei den Anneliden das Kopfsegment; *α* Rumpfmetameren der Anneliden, *bg* Bauchganglien derselben; *P* hinteres Teilstück, Pygidium der Anneliden.

daß bei dieser Lebensweise das Hinterende der geeignetste und wahrscheinlichste Ort für das Auftreten von Knospen war. An anderen Stellen auftretende Knospen würden die schwimmende Vorwärtsbewegung verunmöglicht haben. Indem sich der Vorgang akzentuierte, trat an der ersten Knospe eine zweite, an der zweiten eine dritte u. s. w. immer am Hinterende auf, so daß schließlich „each original (or parent) animal would soon trail after it a string of buds of indefinite length".

Wir merken nun sofort, daß dieser supponierte Vorgang mit dem wirklichen „Knospungsprozeß", wie er sich im Sinne der Kormentheoretiker bei der ontogenetischen Bildung der Metameren abspielt, gar nichts zu tun hat. Beide Vorgänge wären einander geradezu entgegengesetzt. Bei Bernards hypothetischer Stammform bildet sich an einer Amme hinten eine Knospe, welche wächst und bald selbst wieder zu einer Amme wird, an der sich wiederum hinten eine Knospe bildet u. s. w. Bei der terminalen Knospung der Anneliden (im Sinne der Kormentheoretiker) verhält sich aber das Hinterende (Pygidium, Schwanzsegment) als eine Amme, welche nach vorne immer neue Knospen abschnürt. Die einmal gebildeten Knospen (Metameren) sprossen selbst nicht mehr, nur die Amme fährt fort, sich in dieser Weise ungeschlechtlich fortzupflanzen. Die beiden Vorgänge, der supponierte und der wirkliche, sind so verschiedenartig, daß sie sich nicht aufeinander zurückführen lassen. Damit erweist sich aber auch die Grundlage der ganzen Bernardschen Theorie als irrig, und ich kann auf die weitere Darlegung derselben, mag sie auch geistreich sein, um so eher verzichten, als sie derart rein spekulativer Natur ist, daß sie auf die Herbeiziehung von vergleichend-anatomischem und ontogenetischem Beweismaterial ausdrücklich verzichtet. So wundere ich mich nicht, wenn Bernard bezüglich des Mesoderms am Schlusse sagt: „We have here an excellent illustration of the difficulty of discovering phylogeny from embryology."

Unter den Gegnern der Kormentheorie (und zugleich der Trochophoratheorie) sind besonders Eduard Meyer, Racovitza und Plate als solche zu nennen, welche sehr beachtenswerte Betrachtungen veröffentlicht haben.

Eduard Meyer (1890) stellte folgende Ueberlegung an: „Wäre die Metamerie bei den segmentierten Tieren ursprünglich aus einer Knospenbildung hervorgegangen, so müßte einerseits die Produktion von neuen Segmenten immer am äußersten Ende des Körpers er-

folgen oder, mit anderen Worten, das Endglied des letzteren stets das jüngst erzeugte Metamer sein, und andererseits müßte der ganze Körper nur aus vollständig gleichwertigen Folgestücken bestehen; statt dessen sehen wir aber, daß die neuen Segmente aus einer vor dem Telson gelegenen Bildungszone entstehen, daß das Telson mit der älteste Teil des Tieres ist und daß durchaus nicht alle Teilstücke des Leibes einander entsprechen, denn weder der Kopflappen nebst Mundzone und Vorderdarm, noch das Endstück mit dem Enddarme können den dazwischen liegenden Metameren gleichgesetzt werden. Wollte man nun den Ursprung der Metamerie von einer Art Strobilation, wie sie bei den Acalephen vorkommt, herleiten, so müßte das jüngste Segment gleich auf das erste Rumpfsegment folgen, was wohl bei den gegliederten Cestoden, bei allen übrigen segmentierten Tieren aber, angefangen mit den Anneliden, keineswegs der Fall ist". Man sieht, MEYER hält es für unmöglich, die Glieder des Annelidenkörpers als ursprünglich gleichwertige Individuen zu betrachten, er hält es ferner für ganz selbstverständlich, daß, falls es sich um eine Strobilation handelte, die terminale Knospung vom Vorderteile des Körpers ausgehen mußte und nicht von einer vor dem Hinterende gelegenen Bildungszone.

RACOVITZA (1896) kritisiert die oben ausführlich wiedergegebene neueste Cormustheorie HATSCHEKS sehr scharf. Er konstatiert, daß HATSCHEK selbst nicht im stande ist, die Homologie der Metameren und des Kopfes darzutun. Wenn HATSCHEK die Schwierigkeit umgehe, indem er annehme, daß das sogenannte Prosthion (vorderer Körperteil mit dem Cerebralganglion nebst seinen Sinnesorganen und dem Munde) nur einmal vorhanden sei (am Kopfsegment), seine Regeneration bei den Rumpfsegmenten aber unterdrückt sei, so frägt RACOVITZA: warum ist es so und nicht anders? Der einzige Grund, den HATSCHEK anführe, sei der, daß man mit dieser Annahme die Tatsachen besser erklären könne. Sodann macht RACOVITZA auf eine Inkonsequenz HATSCHEKS aufmerksam. Wenn das Prosthion nur einmal vorhanden sei, so müssen notwendig die Kopfanhänge den Anhängen der Metameren nicht homolog sein. Anstatt diesen Schluß zu ziehen, behauptete HATSCHEK im Gegenteil: „Die 4 Längsreihen von Cirren, welche an dem segmentierten Körper durch die dorsalen und ventralen Paare von Parapodialcirren gebildet werden, setzen sich auch auf das Prostomium fort, insofern als wir auch hier ein dorsales und ein ventrales Paar von Cerebralcirren beobachten; ihren Abschluß finden diese 4 Reihen in dem unpaaren oder apikalen Cerebral-

cirrus.“ Doch wohl mit Recht macht RACOVITZA darauf aufmerksam, daß es nicht genüge, das für die Theorie unbequeme Vorhandensein des unpaaren Kopftentakels damit abzutun, daß man sage, er bilde den „Abschluß“ der 4 Reihen.

Im übrigen wollen wir RACOVITZAS scharfe Kritik wörtlich citieren.

„L'individu complet c'est le prosoma, dit-il (HATSCHEK). Il dit d'autre part que chez le Polychète, deux régions de l'individu complet, le prosthion et l'opisthion, ne sont représentées qu'une fois; les autres segments correspondent donc à une région intermédiaire, que je nommerai, pour plus de commodité, mezosthion. Il s'ensuit que le prosoma est formé par ces trois régions, puisque c'est un individu complet. Essayons de délimiter ces trois régions sur la larve et sur l'adulte telles que les conçoit HATSCHEK. La larve, d'après lui, est divisée en une région préorale, le prostomium, et une région postorale, le metastomium, qui, ensemble, forment le prosoma. Mais dès que la larve commence sa transformation, il apparaît dans la région postérieure du metastomium une zone prolifère qui allonge la Trochophore et qui fait paraître une nouvelle région du corps, le metasoma. Par le fait de la croissance intercalaire, le prosoma ne peut donc être une individualité complète, puisqu'il lui manque le pygidium, périprocte ou prosthion enlevé par le metasoma. Mais supposons que le prosoma soit tout de même complet par une volonté superieure. Le prosthion sera formé par le prostomium, plus certaine partie du metastomium, puisqu'il contient la bouche; le mezosthion sera formé par la région moyenne du metastomium, et l'opisthion par sa région postérieure. Déplaçons délicatement le tout et superposons le sur l'extrémité antérieure d'un Polychète aussi Archiannélide qu'on voudra. On obtient le plus bizarre assemblage qui se puisse imaginer ....“

Durch eine Tabelle sucht RACOVITZA die Widersprüche zu illustrieren, die sich bei der HATSCHEKschen Auffassung ergeben, wenn man die Larve mit dem theoretisch konstruierten Kolonialindividuum und mit dem erwachsenen Tiere vergleicht. RACOVITZA hält summa summarum die HATSCHEKsche Theorie für einen schlecht begründeten Versuch, die sterbende Kormentheorie wieder aufleben zu lassen.

Seinerseits ist RACOVITZA bemüht, die Nichthomologie des Kopflappens und des Rumpfes der Anneliden zu beweisen.

Von anderen Gesichtspunkten aus bekämpft PLATE (1901) HAECKELS und HATSCHEKS Kormentheorie. PLATE ist erstens der Ansicht, daß in allen Fällen, in denen sich die Entstehung der Metamerie vergleichend-anatomisch feststellen läßt (er citiert die

Rotatorien, Gunda segmentata, die Cestoden nach CLAUS' Auffassung, die Nemertinen, Solenogastres, die Chitonen, die gegliederten Fühler und Extremitäten), dieselbe allmählich aus ursprünglich dismetamerer Anordnung hervorgegangen sei. Zweitens hält PLATE das sekundäre Zusammenbleiben ursprünglich sich sondernder Knospen, welches von der Kormentheorie angenommen werden muß, für eine biologische Verschlechterung.

„Wenn die einzelnen Individuen sich nicht voneinander trennen und sich also nicht räumlich verteilen, so unterliegen sie häufig genug derselben Gefahr, sei es daß sie gefressen oder irgendwie katastrophal vernichtet werden. Für die Zahl der erzeugten Eier ist es gleichgültig, ob die Gonaden eines Muttertieres an einer Kette sitzen oder sich auf verschiedene Individuen verteilen. Die Zahl der Nachkommen wird aber wesentlich dadurch erhöht, daß die Kette in viele selbständig umherschwimmende Individuen zerfällt, die sich auf ein größeres Areal ausbreiten, denn es werden dann weniger Tiere durch den Kampf ums Dasein eliminiert. Deshalb zerfällt eine Microstomum-, eine Myrianida- oder eine Nais-Kette sehr bald nach ihrer Entstehung, und nur bei den Bandwürmern bilden sich häufig enorm lange Ketten, weil hier auf dem engen Raume des Darmkanals ein und desselben Wirtes ein Zerfall keine Vorteile involvieren würde, zumal die Proglottiden sich hier nur bis zur Reife aufhalten. Die Segmentierung der Anneliden kann daher nicht durch Rückbildung der ungeschlechtlichen Teilung entstanden sein, denn diese ist eine Anpassung zur Erhöhung der Zahl der Nachkommen; durch Aufhebung der Trennung der Tochtertiere würde aber jener Vorteil wieder mehr oder weniger aufgehoben werden."

Bedenken ganz anderer Natur sind von CORI und MORGAN der Kormentheorie gegenüber geäußert worden. Gleichzeitig (1892) und unabhängig voneinander haben diese Forscher die Aufmerksamkeit auf gewisse Anomalien gelenkt, die nicht selten in der Segmentierung des Körpers der Anneliden vorkommen. Diese Anomalien wurden besonders bei Lumbriciden, dann aber auch bei Polychäten untersucht. Häufige Fälle sind die, daß eine Asymmetrie in dem Sinne auftritt (mit Vorliebe in der mittleren Körperregion), daß der linken Segmenthälfte rechts nicht eine spiegelbildlich gleiche Segmenthälfte gegenüberliegt (oder umgekehrt), daß vielmehr auf der gegenüberliegenden Seite zwei hintereinander liegende Segmenthälften vorkommen, die nicht nur durch eine Grenzfurche getrennt sind, sondern auch im Inneren ein trennendes Septum und äußerlich eine Verdoppelung der Borstenbündel und eventuell der Parapodien erkennen lassen. Es entsprechen also einem einzigen Segmente auf der einen Seite

zwei Segmente auf der anderen. Beide Forscher führen, wohl gewiß mit Recht, diese Anomalie darauf zurück, daß während der Entwickelung oder bei der Regeneration sich auf der einen Seite mehr Mesodermbläschen gebildet haben als auf der anderen. Für die übrigen Formen von Anomalien, z. B. die spiralige Metamerie, die sich zum Teil ebenfalls auf das Auftreten einseitig überzähliger Segmente zurückführen lassen, muß ich auf die Arbeiten der genannten Autoren verweisen. Für unsere Frage ist bedeutungsvoll, daß beide Forscher unabhängig voneinander die große Tragweite der Befunde für die Theorie der Metamerie erkannten.

Cori äußert sich in dieser Beziehung folgendermaßen:

„Die Tatsache nämlich, daß sich Abnormitäten in der Metamerie auch bei Anneliden vorfinden, ist vielleicht im stande, die Kluft, welche zwischen den Nemertinen und den Anneliden bezüglich der unregelmäßigen und regelmäßigen Segmentierung herrscht, zu überbrücken. Demzufolge würde also die regelmäßige, symmetrische Metamerie von einer ursprünglich unregelmäßigen abzuleiten sein[1].“ Die Sache müsse aber noch genauer untersucht werden.

Morgan sagt:

„On the conventional assumption that metamerism is to be explained by a theory of budding, it seems evident from the facts outlined above that the right and left sides may bud independently. This leads to the improbable conception that the Annelid is formed of two parallel rows of buds[1]), and that a single worm may have more of these buds on one side than on the other.“

Ich darf wohl bemerken, daß ich mir bei der Lektüre der Arbeiten von Cori und Morgan über ihre Bedeutung für die Auffassung der Metamerie ungefähr ähnliche Gedanken gebildet habe.

Sowohl Cori als Morgan erinnern daran, daß auch bei Cestoden ähnliche Abnormitäten vorkommen, und Morgan folgert daraus, daß in beiden Gruppen „metamerism has the same fundamental (though not phylogenetic) explanation“.

Es ist in der Tat selbstverständlich, daß, wenn es sich bei Cestoden wirklich um Anomalien derselben Natur handelt, diese Vorkommnisse nicht mehr und nicht weniger gegen die Auffassung des Bandwurmkörpers als eines durch terminale Knospung entstehenden Stockes sprechen als bei den Ringelwürmern. Allein wenn man die Uebersicht über die Mißbildungen, die besonders bei Taenia saginata sehr häufig sind, in Leuckarts Parasiten-

1) Von mir hervorgehoben.

werk (1879—1886) nachliest und die mitgeteilten Beobachtungen prüft, so kommt man zu dem Schluß, daß es sich um Vorkommnisse ganz anderer Art, sehr häufig — wie das LEUCKART selbst erkannt hat — um verschiedene Formen unvollständiger Abtrennung der einzelnen Glieder voneinander, in anderen Fällen um die Folgeerscheinungen von Verletzungen, Zerreißungen, Zerrungen am knospenden Scolex oder an den schon gesonderten Gliedern handelt. Aehnliches kommt auch bei den Anneliden vor, und es ist in dieser Beziehung eine Anmerkung in der Abhandlung von CORI von Interesse, welche sich auf eine persönliche Mitteilung von EHLERS bezieht, nach welcher Anomalien der Segmentierung sowohl bei vaganten als auch sedentären Anneliden recht häufig auftreten. Für viele derartige Fälle hält EHLERS CORIS Auffassung für die zutreffende, „für andere jedoch glaubt er die Veranlassung zu denselben in Verletzungen mit nachfolgender Regeneration zu erblicken". Dazu bemerkt CORI, daß er solche Fälle, besonders beim Regenwurm, auch kenne, daß er sie aber von der Untersuchung von vorneherein ausgeschlossen habe.

Bei der Frage nach dem Ursprung derjenigen Cestodenanomalien, die eine gewisse, wenigstens oberflächliche Aehnlichkeit mit den von CORI und MORGAN untersuchten Anomalien der Annelidensegmentierung haben, ist von vorneherein in Erwägung zu ziehen, daß es sich bei den Anneliden offenbar um einseitige Vermehrung der Zahl von anfänglich vollständig gesonderten Embryonalanlagen, der Mesodermbläschen handelt, die normalerweise zwei symmetrische Längsreihen bilden. Derartige Bildungen finden sich überhaupt nicht im Cestodenkörper, wo in jedem Segment ein einziger einheitlicher Geschlechtsapparat vorkommt. Da wo an einem Glied etwa eine Vermehrung der Zahl der Geschlechtsöffnungen eintritt, zeigt die genauere Untersuchung, daß zu jeder Geschlechtsöffnung ein besonderer ganzer Geschlechtsapparat gehört. Es handelt sich eben um unvollständig gesonderte Glieder. Wo einseitig, asymmetrisch, ein Segment eingekeilt erscheint, handelt es sich um ein abnormes, einseitig reduziertes, verkrüppeltes Segment, aber um ein ganzes Segment, nicht nur um eine rechte oder linke Segmenthälfte.

In den vorstehend mitgeteilten Erörterungen verschiedener Forscher, die zur Kormentheorie Stellung genommen haben, sind manche von den Bedenken und Einwänden enthalten, die sich mir selbst seit Jahren aufgedrängt haben. Es sei mir nun gestattet,

die Frage selbst noch von verschiedenen, vornehmlich biologischen Gesichtspunkten aus zu prüfen und zu beleuchten. Solche Gesichtspunkte dürfen unter keinen Umständen außer acht gelassen werden.

Die erste Hauptfrage, die ich stelle, ist die:

Läßt es sich biologisch irgendwie wahrscheinlich machen, lassen sich irgendwelche biologischen Gründe dafür anführen, daß sich beim Trochozoon, der freischwimmenden, rotatorienähnlichen Stammform die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch terminale Knospung als eine für die Art nützliche Erscheinung installierte?

Zum Zwecke der Beantwortung dieser Frage ist es nötig, zunächst festzustellen, unter welchen biologischen Verhältnissen überhaupt bei den Metazoen die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Teilung und Knospung auftritt.

Eine Umschau ergibt folgendes:

Am meisten zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung geneigt sind die festsitzenden Wassertiere (s. Lang 1888). Ich erinnere an die Schwämme, Hydroiden, Korallen, Bryozoen, Ascidien und festsitzenden Jugendstadien von Scyphomedusen. Diese liefern doch wohl das Hauptkontingent der ungeschlechtlich sich fortpflanzenden Tierwelt.

Sodann zeigen uns die Cestoden ein schönes Bild festsitzender endoparasitischer Tiere mit ungeschlechtlicher Fortpflanzung.

Die festsitzende Lebensweise ist nicht scharf unterschieden von der Lebensweise der tubikolen und solcher Tiere, die in Gängen, Löchern, Spalten, Ritzen des Gesteins, in abgestorbenen Röhren und Gehäusen anderer Tiere, im Kanalsystem von Schwämmen, in den Schlupfwinkeln der Korallenbänke u. s. w. sich aufhalten, ohne fest und untrennbar mit der Wohnstätte verkittet zu sein. Die Syllideen zeigen viele Beispiele solcher quasi-sedentären Tiere, die sich durch ungeschlechtliche Fortpflanzung vermehren.

Eine mit dieser letzteren nahe verwandte biologische Gruppe ist die der limikolen Tiere, die im Schlamme, Sande, Mull und Detritus ein mehr oder weniger verborgenes, heruntergekommenes Dasein fristen. Zu dieser Gruppe gehören diejenigen Oligochäten und Turbellarien, die sich durch die Fähigkeit ungeschlechtlicher Fortpflanzung auszeichnen.

Alle diese Tiere zeigen ein großes Regenerationsvermögen, das auch ihren nächsten, sich nicht ungeschlechtlich fortpflanzenden, Verwandten zukommt. Der hauptsächlich von v. Kennel (1888)

und mir (1888) versuchte Nachweis der Ableitung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von einem hochgradig gesteigerten Regenerationsvermögen hat fast allgemeine Anerkennung gefunden. Als Tiere, die nicht in eine der oben angeführten biologischen Gruppen gehören, bei denen aber das hochgesteigerte Regenerationsvermögen in Verbindung mit der Erscheinung der Autotomie zu einer Art ungeschlechtlicher Fortpflanzung geführt hat, sind die durch Teilung sich vermehrenden See- und Schlangensterne zu nennen.

Sonst läßt sich wohl behaupten, daß die geringste Neigung zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung bei den freikriechenden und ganz besonders bei den freischwimmenden Tieren vorkommt. Daß die Ausnahmen die Regel bestätigen, scheint mir im vorliegenden Fall besonders evident zu sein. Wer wollte heutzutage leugnen, daß es die festsitzende Lebensweise der Vorfahren gewesen ist, welche den Medusen, Siphonophoren, Salpen und Pyrosomen den Stempel ihrer besonderen Organisation aufgedrückt und bei ihnen als Reminiszenz auch die Fähigkeit der ungeschlechtlichen Vermehrung durch Knospung hinterlassen hat! Wie instruktiv ist daneben das Fehlen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung bei den Appendicularien, die doch wohl im neotenischen Sinne als geschlechtsreif gewordene freischwimmende Larvenformen festsitzender Tunicaten zu deuten sind, und besonders das Fehlen jenes Vermögens bei der einzigen Abteilung der Zoophyten, bei welcher die freischwimmende Lebensweise eine uralte ist und die nicht von festsitzenden Formen abgeleitet werden kann, der Klasse der Ctenophoren nämlich!

Nach alledem ist das freischwimmende, sich ungeschlechtlich fortpflanzende Trochozoon, dessen alt angestammte Freiheit von den Trochophoratheoretikern nicht genug betont wird, in der ungeschlechtlich sich fortpflanzenden Tierwelt eine fremdartige Erscheinung. Diese Fortpflanzungsweise ist auch den nahe verwandten Rädertieren, sogar den festsitzenden unter ihnen, fremd. Es ist sogar nicht einmal bekannt, ob die Rotatorien ein so erhebliches Regenerationsvermögen besitzen, daß sich daraus die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch terminale Knospung (eine Art Teilung) entwickeln könnte. Das Regenerationsvermögen müßte doch so groß sein, daß ein kleines hinteres Teilstück eines Individuums durch Regeneration zu einem kompletten Individuum auswachsen könnte.

Es ist nun ferner von großer Wichtigkeit, die biologische Bedeutung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung in Verbindung mit ihrem Vorkommen im Tierreich zu ermitteln. Dabei sind ihre

Bedeutung für die Oekonomie der Individuen und Stöcke und die Bedeutung für die Existenzverhältnisse der Art auseinanderzuhalten.

Von ökonomischem Vorteil für die ungeschlechtlich erzeugten Individuen einer Tierart selbst wird diese Fortpflanzungsweise, wie es scheint, nur dann, wenn die einzelnen Individuen miteinander in Zusammenhang bleiben, also Stöcke bilden und auch dann nur, wie wir sehen werden, bei ganz bestimmten Formen der Stockbildung. Wenn dies nicht der Fall ist, d. h. wenn die durch Teilung oder Knospung neu entstehenden Individuen sich sofort loslösen, so erscheint die ungeschlechtliche Fortpflanzung mit ihren Vorbereitungs- und Begleiterscheinungen eher als ein die übrigen Lebensfunktionen der Individuen beeinträchtigender, störender Akt.

Aber auch dann, wenn die ungeschlechtlich entstehenden Individuen in Zusammenhang bleiben, ist der direkte Nutzen der Vermehrung der Individuenzahl, sei es für jedes Individuum, sei es für die ganze Kolonie durchaus nicht immer ersichtlich. So ist z. B. nicht recht verständlich, welcher Vorteil durch die Vermehrung der Individuenzahl der locker zu Ketten vereinigt bleibenden Salpen jedem einzelnen Individuum oder der ganzen Kolonie erwachsen sollte. Ich vermute, daß es sich hier um eine nebensächliche Begleiterscheinung der Knospung oder um eine Reminiszenz alter Stockbildung sedentärer Tiere handelt.

Ebensowenig ist die Vermehrung der Individuenzahl an und für sich bei den durch terminale Knospung entstehenden, vorübergehenden, linearen Kolonien der Scheibenquallen (Strobila), Rhabdocölen (Microstoma, Stenostoma) und Anneliden (Syllideen, Oligochäten) jedem Individuum oder der ganzen Kolonie nützlich. Den Vorteil des Zusammenhanges mit anderen Individuen genießen hier ganz einseitig die jungen, noch nicht erwerbsfähigen Individuen. Sie werden von dem ältesten vordersten oder obersten Individuum ernährt. Für dieses letztere aber, wie für die ganze Kolonie, bedeutet die Zunahme der Zahl der Individuen ebenso sehr eine zunehmende Erschwerung des Fortkommens wie der beständige Zuwachs einer zahlreichen Familie durch immer neue, erwerbsunfähige Kinder dann, wenn ein einziger Ernährer da ist, diesem und der ganzen Familie die Existenz erschwert. Um bei dem Vergleich zu bleiben, sorgt bei den meisten Turbellarien und Anneliden die Mutter zeitlebens für die Kinder, deren sie beständig wieder neue erzeugt und sogar für die Kindeskinder, während bei der Strobila die Ernährerin,

und zwar sehr bald, in allen ihren Rechten und Pflichten durch eine neue ersetzt wird.

Anders sind die Verhältnisse bei der Bandwurmstrobila. Hier ist kein Glied der Ernährer des anderen oder der ganzen Kolonie. Hier kann die Vermehrung der Individuenzahl für das einzelne Individuum und die ganze Kolonie so lange irrelevant sein, als das ernährende Wohntier für die Ernährung aufkommen kann. Ein direkter Nutzen aber erwächst auch hier dem einzelnen Individuum oder der ganzen Kolonie durch die Vermehrung der Individuenzahl nicht. Ein Nutzen erwächst dem einzelnen Individuum und der ganzen Kolonie nur dadurch, daß die Individuen untereinander von Anfang an in Zusammenhang bleiben, so daß jedem Individuum die Ausbildung eines besonderen Haftapparates und die Sorge der Ansiedelung und Befestigung erspart bleibt.

Von direktem, großem Nutzen wird die Vermehrung der Individuenzahl für den Einzelnen und die Gesamtheit erst dann, wenn dabei die Zahl der erwerbsfähigen Personen, der Ernährer und Beschützer zunimmt und die einzelnen Individuen miteinander in Zusammenhang bleiben, ein gemeinsames Ernährungssystem besitzen, sich gegenseitig unterstützen und unterhalten. Dann treten alle die bekannten Vorteile der Staatenbildung in die Erscheinung. Aus einer großen Familie mit vielen erwerbskräftigen Mitgliedern wird eine konkurrenzfähige Kolonie, ja ein mächtiger, selbständiger Staat. Das ist bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung dann der Fall, wenn sie nicht durch Querteilung oder terminale Knospung geschieht (wobei gleichzeitig nur ein Individuum Ernährer sein kann), sondern durch laterale Knospung oder Längsteilung, wobei die entstehenden Individuen mit dem Muttertiere und miteinander in Zusammenhang und ihre ernährenden Systeme in Kommunikation bleiben. So wird z. B. die Zahl der Ernährer vermehrt bei jenen Formen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, die zur Stockbildung der Schwämme, Hydrozoen, Korallen und zusammengesetzten Ascidien führen. Das sind bekanntlich lauter sehr konkurrenzfähige Korporationen. Von ganz besonders großem Interesse ist der Fall der Vermehrung der ernährenden freien Kopfstücke bei der vielfach verzweigten spongikolen Syllis ramosa.

Es ist also ersichtlich, daß die ungeschlechtliche Vermehrung der Individuenzahl nur in ganz bestimmten Fällen den einzelnen Individuen sowohl wie der ganzen Familie oder Kolonie

biologische und speziell ökonomische Vorteile gewährt; in vielen Fällen ist sie sogar mit Nachteilen verbunden.

Demgegenüber läßt sich fast in allen Fällen unschwer zeigen, welche ungeheure Bedeutung die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Vermehrung der Individuenzahl für die Art hat. Es handelt sich dabei nicht nur darum, daß die ungeschlechtliche Fortpflanzung als Vermehrungsform der Individuen überhaupt für die Erhaltung der Art von Nutzen ist, sondern es handelt sich vielmehr um wichtige Anpassungserscheinungen an besondere Existenzbedingungen. Die ungeschlechtliche Fortpflanzung leistet den Tieren dieselben Dienste, wie z. B. die fortgesetzte Parthenogenese den Blatt- und Wurzelläusen, die, wahrscheinlich auch parthenogenetische, Fortpflanzung der Sporocysten und Redien den Distomiden, die aufeinander folgenden Monogonien den Sporozoen u. s. w. Wenn ein einziges Blattlausweibchen im Frühjahr auf eine junge Rosenknospe gelangt, wenn ein einziger bewimperter Distomaembryo eine Limnaea infiziert und nur wenige aus einer einzigen mit der Nahrung aufgenommenen Cyste ausschlüpfende Gymnosporen von Coccidien in Darmepithelzellen des Wirtes eindringen, so sind bald, dank dem Vermögen der parthenogenetischen Fortpflanzung, aus dem einzigen Ansiedler Hunderte und Tausende geworden. So dient diese Fortpflanzung bei rascher und ergiebiger Ausnützung der nur selten sich darbietenden günstigen Existenzbedingungen, deren Eintritt im höchsten Grade vom Zufall abhängt, zu einer ebenso raschen und ergiebigen Vermehrung der Individuenzahl, und dadurch werden die Chancen für die Erhaltung der Art selbstverständlich ungemein vergrößert. Handelte es sich in den erwähnten Fällen um getrennt geschlechtliche Tiere, die sich nur durch befruchtete Eier fortzupflanzen vermöchten, so wäre die einmalige Infektion eines Wohntieres oder einer Wohnpflanze mit einem einzigen Parasitenexemplar für die Erhaltung der betreffenden Parasitenart völlig belanglos, bei der Infektion mit mehreren Exemplaren aber nur dann von Bedeutung, wenn unter den Exemplaren Männchen und Weibchen sich befinden. Der Fall aber einer nur einmaligen Infektion mit nur einem oder nur sehr wenigen Parasitenexemplaren kommt gewiß in der Natur überaus häufig vor. Eine gewisse Verbesserung in den Einrichtungen zur ergiebigen Ausnutzung selten eintretender, resp. schwer zu erreichender günstiger Existenzverhältnisse ist bei vielen Parasiten durch die Ausbildung des hermaphroditischen Zustandes herbeigeführt, welcher die Individuenzahl gewissermaßen verdoppelt und

wenigstens bei einigen Formen eine Selbstbefruchtung zu ermöglichen scheint. Die nämlichen großen Dienste für die Erhaltung der Art, wie die parthenogenetische Fortpflanzung, leistet, besonders festsitzenden und parasitischen Tieren, die ungeschlechtliche Fortpflanzung. Auch sie ermöglicht es in vielen Fällen der vorübergehenden oder dauernden Stockbildung den Tieren, eine selten sich darbietende, günstige Gelegenheit recht ausgiebig und energisch zum Zwecke der raschen und reichlichen Vermehrung der Individuenzahl auszunützen.

Wenn eine einzige unter Tausenden von Larven eines Cestoden (die Bandwürmer heißen in manchen Sprachen Einsiedlerwürmer, z. B. vers solitaires, vermi solitarii) die Chance gehabt hat, in den Darm ihres spezifischen Wirtes zu gelangen, so leistet bei ihr das fast unbeschränkte Vermögen der ungeschlechtlichen Vermehrung mindestens ebensoviel, wie bei einem einzigen auf einen Rebstock gelangten Weibchen der parthenogenetischen Generation von Phylloxera die parthenogenetische Fortpflanzung und bei einem Distoma-Embryo die in wiederholten Generationen erfolgende Bildung zahlreicher innerer Keime. Die Sache läßt sich zahlenmäßig demonstrieren. Erzeugt die betreffende Larve, wie z. B. der Scolex von Bothriocephalus latus, 3000—4000 Glieder und noch mehr, ein jedes mit einem kompletten hermaphroditischen Geschlechtsapparat, so müßten bei einem der ungeschlechtlichen Fortpflanzung unfähigen Trematoden von der Größe eines reifen Bothriocephalusgliedes und mit derselben Produktionsfähigkeit von Eiern 3000—4000 Larven in den Körper des Wirtes gelangen, wenn für die Erhaltung der Art dasselbe geleistet werden sollte, was die einzige Bothriocephaluslarve leistet. Als besonders lehrreich ist mir immer ein Vergleich zwischen den großen, vielgliedrigen Bandwürmern und der kleinen, 3—4-gliedrigen Taenia echinococcus erschienen. Die letztere ersetzt durch die große Bandwurmindividuenzahl, in der sie in der Regel auftritt, die geringe Zahl und Größe ihrer Proglottiden. Dies ist aber nur dadurch möglich, daß bei dieser Form das Schwergericht der ungeschlechtlichen Fortpflanzung auf das im Zwischenwirt lebende Larvenstadium, die Finne, verlegt ist. Diese Finne läßt sich als ein hydropischer Larvenrumpf mit stark vergrößerter Oberfläche betrachten, an dem zahlreiche Kopfabschnitte (Scolices) knospen, während umgekehrt bei den großen Bandwürmern ein einziger Kopfabschnitt (der Scolex) beständig wieder neue, geschlechtsreif werdende Rumpfabschnitte (Proglottiden) regeneriert. Wenn ein

Hund sich mit einer einzigen Finne von Taenia echinococcus infiziert, so infiziert er sich mit sehr zahlreichen Scolices, aus denen ebenso zahlreiche weniggliedrige Tänien hervorgehen.

Denjenigen der Cestoden nicht unähnlich sind die Verhältnisse der quasi-sedentären Syllideen, die, in Schlupfwinkeln versteckt und geschützt, in einer Umgebung leben, die ihnen auch günstige Ernährungsbedingungen darbietet. Viele von ihnen sind in der Tat Kommensalen von Korallen, Schwämmen, Bryozoen, andere sind halbe Parasiten. Wie die Cestoden, so nützen auch sie die einmal erworbenen günstigen Existenzbedingungen durch reichliche ungeschlechtliche Fortpflanzung (Bildung von wenig- oder vielgliedrigen Ketten, durch terminale Knospung, Loslösung der hintersten, ältesten, geschlechtsreifen Individuen) im Interesse der Erhaltung der Art aus. Es mag genügen, wenn ich den neuesten bekannt gewordenen Fall citiere, der hierher gehört. Wir lesen in Max Webers „Einleitung und Beschreibung" (1902) der von ihm so trefflich geleiteten Siboga-Expedition von einem zuerst in den Tiefen der Meerenge von Makassar aufgefundenen Exemplar von Chrysogorgia flexilis W. et St., daß neben den gewöhnlichen Polypen solche von viel beträchtlicheren Dimensionen vorkamen. Dr. Versluys, der den Fall untersuchte, fand, daß die größeren, anormalen Polypen von parasitischen Copepoden bewohnt waren.

„Mais ce qui est encore plus remarquable c'est que — d'après les recherches de M. Versluys — la cause de l'agrandissement des polypes comme dans l'éehantillon représenté dans notre figure de Chrysogorgia flexilis, est une Annélide de la famille des Autolytidae." Es sind dies bekanntlich Syllideen. „Dans chaque polype se trouve un exemplaire de la forme asexuée de ce ver, très modifié par la vie parasitaire, qu'il mène à l'intérieur du polype. Par schizogamie cette forme produit, de la manière connue, des animaux sexués à sa partie postérieure. Ceux-ci, connus sous le nom de Polybostrichus ou Sacconereis, étaient présents dans les polypes, à l'état de stolon et d'animal sexué libre avec toutes les formes intermédiaires."

Nicht minder einleuchtend ist der Nutzen der Vermehrung der Individuenzahl durch ungeschlechtliche Fortpflanzung für die Erhaltung der Art bei den festsitzenden Tieren, wo diese Fortpflanzungsweise so häufig vorkommt. Auch hier leistet eine einzige Larve einer stockbildenden Tierform, wenn es ihr, nachdem sie allen Fährlichkeiten des freien Lebens glücklich entronnen, gelungen ist, eine günstige Ansiedlungsstätte zu finden, dadurch, daß sie durch Knospung oder Teilung eine Kolonie von Hunderten oder Tausenden von Individuen erzeugt, so viel wie 100 oder

1000 Larven einer anderen, nicht stockbildenden Tierform von derselben Größe, abgesehen davon, daß hier noch der Vorteil des „genossenschaftlichen Betriebes" hinzukommt. Die Individuen einer zusammengesetzten Ascidie, eines Hydroidstockes, eines Korallenstockes leisten zusammen „viribus unitis" vielleicht mehr, als ebensoviele isolierte Individuen von annähernd derselben Größe[1]).

Es kommt nun bei der Beurteilung der biologischen Bedeutung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung noch der Umstand wesentlich in Betracht, daß die Lebensumstände, unter denen die meisten der betreffenden Tiere leben, derart sind, daß sie zum Zwecke der Erhaltung der Art sehr guter Ausbreitungsmittel bedürfen. Die festsitzenden oder die quasi-sedentären Tiere müssen dafür sorgen, daß durch Neuansiedelungen ihr Geschlecht erhalten bleibt, die Parasiten müssen bedacht sein, daß ihre Nachkommen auch wieder in ernährende Wohntiere hineingelangen, sonst sterben mit ihren Wirten auch die Parasiten ab, und ihre Sippe erlöscht. Obschon nun leider über die Verbreitungsmittel der niederen Wassertiere keine umfassenden, auf den speziellen Punkt gerichteten Untersuchungen vorliegen, läßt sich doch nicht leugnen, daß wenigstens bei den Meerestieren aktive lokomotorische Mittel der Ausbreitung die wichtigste Rolle spielen. Werden bei den festsitzenden oder eine verwandte Lebensweise führenden, sich ungeschlechtlich fortpflanzenden Tierarten die ungeschlechtlich erzeugten Individuen des Tierstockes geschlechtsreif (es handelt sich hier immer um dauernde Kolonien, meist Ernährungsgenossenschaften), so erzeugen sie befruchtungsbedürftige Eier in großer Anzahl, welche nach erfolgter Befruchtung zu freischwimmenden aus- und umherschwärmenden Larven werden, die dann später zu Boden sinken und, wenn sie an eine günstige Stätte geraten, sich ansiedeln, ungeschlechtlich vermehren und wieder einen neuen Stock gründen. In anderen Fällen werden, wie das bei so vielen Hydrozoen geschieht, in einer Ernährungsgesellschaft neben den gewöhnlichen, steril bleibenden Ernährungsindividuen mit der Fähigkeit der Lokomotion begabte Ausbreitungsindividuen (z. B. die Medusen) durch Knospung erzeugt, die zu Geschlechtstieren sich ausbilden. Geschieht die Ausbreitung hier schon durch die sich vom Stocke loslösenden, freischwimmenden

---

1) Immerhin darf nicht vergessen werden, daß eine schädigende Einwirkung, indem sie auf alle Invividuen eines Stockes einwirkt, zu einer wahren Katastrophe werden kann.

Geschlechtstiere, so kommt dazu noch — doppelt genäht hält gut — das vorhin erwähnte, häufigste aller Ausbreitungsmittel. Aus den befruchteten Eiern der freischwimmenden Ausbreitungsindividuen gehen nämlich selbst wieder freischwimmende Larven hervor, die sich später niederlassen und eine neue Kolonie durch fortgesetzte Knospung oder unvollständige Teilung gründen.

Da aber, wo die ungeschlechtliche Fortpflanzung nicht zur Bildung von Ernährungsgemeinschaften führt, kommen nur vorübergehende Verbände zu stande. In diesem Falle — es handelt sich bei den festsitzenden oder quasi-sedentären Tieren um Bildung linearer Kolonien durch „terminale Knospung“ oder „Strobilation“ — ist der Zweck der ungeschlechtlichen Fortpflanzung ausschließlich Ausnützung günstiger biologischer Verhältnisse zur Vermehrung der Zahl der sich geschlechtlich differenzierenden Ausbreitungsindividuen, die ihre Aufgabe nicht erfüllen, wenn sie sich nicht loslösen. Hierher gehört die Bildung der Scheibenquallen durch Strobilation des festsitzenden Scyphistoma und die Bildung der freischwimmenden Geschlechtsindividuen der Syllideen durch terminale Knospung am Körper der quasi-sedentären, ungeschlechtlichen Formen. Die immense Bedeutung, die hier die ungeschlechtliche Fortpflanzung für die Erhaltung der Art hat, kann nicht deutlicher illustriert werden, als durch diese Fälle der Bildung vorübergehender Kolonien, in denen jeweilen nur ein Mund die ganze Gesellschaft ernährt und wo also der Fortpflanzungsprozeß die Lebensfunktionen der betreffenden Tiere um so mehr erschwert, je intensiver er ist, und je mehr Individuen durch den einzigen Ernährer mit Nahrung versorgt und großgezogen werden müssen.

Bei den parasitären Cestoden sind die Verhältnisse wesentlich andere. Der Kopf ist hier nicht der Ernährer, sondern auch er wird, wie die Glieder, von den Nahrungssäften des Darmes des Wirtes ernährt. Für die Glieder selbst ist es nützlich, wenn sie möglichst lange miteinander und mit dem Scolex zusammenhängen, um möglichst lange die günstigen Ernährungsbedingungen auszunützen, so lange, bis schließlich die Proglottis die größtmögliche Zahl gut ausgerüsteter, befruchteter Eier erzeugt hat. Dann aber ist auch für die Bandwurmproglottis der Zeitpunkt gekommen, wo sie sich loszulösen und den Körper des Wirtes zu verlassen hat. Ihre Ausbreitung und die ihrer Dauereier braucht sie nicht selbst zu besorgen, das besorgt wenigstens zum Teil schon der freibewegliche Wirt.

In einigen selteneren Fällen scheint der Zweck der ungeschlechtlichen Fortpflanzung ausschließlich der der Vermehrung der Zahl der sich loslösenden Geschlechtsindividuen zu sein, während die Ausbreitung ausschließlich durch die freischwimmenden Larven geschieht, die sich aus den Eiern dieser Geschlechtsindividuen entwickeln (die Fungien unter den Steinkorallen, einige Fleischkorallen, tubikole Anneliden [Protula] und einige Capitelliden, bei denen der geschlechtsreife Rumpf abgeschnürt und wahrscheinlich wieder durch Regeneration vom vorderen Körperteile aus ersetzt wird).

Aus den vorstehenden Erörterungen (vergleiche auch LANG 1888 und MALAQUIN 1893) scheint sich folgendes zu ergeben:

1) Ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Knospung oder Teilung hat sich im Tierreich vornehmlich bei sedentären, quasi-sedentären und parasitisch fixierten Tieren, dann bei tubikolen und limikolen Formen und bei Tieren etabliert, deren nächste Verwandte ein außergewöhnliches Regenerationsvermögen besitzen — nicht aber bei freischwimmenden Tieren. — Die Ausnahmen (Hydromedusen, Siphonophoren, Salpen, Pyrosomen) bestätigen die Regel.

Es fehlt also jegliche biologische Grundlage für die Annahme, daß sich bei dem freischwimmenden Trochozoon ungeschlechtliche Fortpflanzung einstellte. Diese kommt nicht einmal bei den nächsten festsitzenden Verwandten, den sedentären Rotatorien, vor.

2) Ein dauerndes Zusammenbleiben durch Knospung oder unvollständige Teilung entstandener Individuen kommt nur bei den Tierstöcken vor, die ernährende Gesellschaften bilden, bei denen sich mit der Vermehrung der Zahl der Individuen auch die Zahl der Ernährer vermehrt (Schwämme, Hydrozoen, Korallen, Bryozoen, stockbildende Tunicaten). Dabei breitet sich die Kolonie nach allen Richtungen des zur Verfügung stehenden Raumes aus.

Das Zusammenbleiben der vermeintlich durch ungeschlechtliche Fortpflanzung des Trochozoon erzeugten Individuen (Metameren) ist also unverständlich.

3) Wenn durch ungeschlechtliche Fortpflanzung keine Erwerbs- und Ernährungsgemeinschaften ge-

bildet werden — lineare Kolonien gehören niemals zu diesen — so ist der Hauptzweck der ungeschlechtlichen Fortpfanzung die Erzeugung sich loslösender, sich geschlechtlich differenzierender Individuen, die häufig noch vermöge ihrer der freien Schwimmbewegung angepaßten Organisation die Ausbreitung der Art besorgen.

Es ist also gänzlich unverständlich, daß sich die Geschechtsindividuen (Metameren) der vermeintlichen serialen Trochozoenkolonien niemals loslösen. Es wäre auch die Annahme gänzlich unbegründet, daß sich ursprünglich die Individuen losgelöst hätten und daß dann später die Loslösung, das heißt der ausschließliche Zweck der Bildung solcher Individuen unterblieb, es sei denn, daß man annehme, die temporären serialen Trochozoonkolonien hätten sich plötzlich darauf besonnen, daß sie durch Zusammenbleiben und Differenzierung einen vortrefflichen Organismus bilden und zu Stammeltern der höchsten Abteilungen des Tierreiches werden könnten. Die Umwandlung der serialen Kolonie mußte dann allerdings sprungweise erfolgen. Doch Scherz beiseite:

Wer trotz aller Bedenken an der Kormentheorie festhalten will, dem bleibt meiner Ansicht nach nur die Annahme übrig, vor der sich aber die Trochophoratheoretiker ihrerseits bekreuzigen werden, daß das Stammtrochozoon ein festsitzendes oder quasisedentäres Tier war, das mit seinem Hinterende ähnlich befestigt war, wie das Scyphistoma mit dem aboralen Pole, der Bandwurm mit dem Scolex und die festsitzenden Rotatorien mit dem Hinterende. Das Prototroch diente als Strudelorgan zum Herbeistrudeln der Nahrung. Das Tier zeigte ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Strobilation vom fixierten Hinterende aus, d. h. durch sukzessive, unvollständige Abschnürung des Rumpfes mit dem Kopfe, Munde und Strudelorgan und sukzessive Regeneration desselben. So bildeten sich temporäre Strobilae, an denen jeweilen das älteste, am frei vorragenden Ende befindliche Stück die Rolle des Ernährers der ganzen Kolonie spielte, bis es, diese Rolle seinem Nachfolger überlassend, sich loslöste, mit dem Strudelorgan davonschwamm, die Geschlechtsorgane zur Reife brachte und die Geschlechtsprodukte ausbreitete.

Wenn sich nun auch der Kormentheoretiker kaum vorstellen kann, wie aus der temporären festsitzenden Trochozoenstrobila die dauernde, freibewegliche, lineare Kolonie, genannt Annelid, wurde,

so kann er sich immerhin damit trösten, daß die phylogenetische Entstehung der Siphonophoren noch sehr kontrovers ist und daß man sich auch nicht gut im einzelnen vorstellen kann, wie die freischwimmenden Salpen aus festsitzenden Formen hervorgehen konnten.

Es ist hier der Ort, zu erwähnen, daß innerhalb der Rotatorien fast allgemein, und mir scheint mit Recht, die festsitzenden Formen von den freien abgeleitet werden und nicht umgekehrt. Schon der Pharynx mit dem Kieferapparat scheint mir deutlich genug zu Gunsten der ursprünglich nicht sedentären Lebensweise zu sprechen [1]).

Es erscheint also, wenigstens zur Zeit, unmöglich, zu Gunsten der Kormentheorie der Metamerie biologische Gesichtspunkte ins Feld zu führen.

Ich komme nun zu der zweiten Hauptfrage, die an Bedeutsamkeit der eben behandelten ebenbürtig ist: Findet die Auffassung der Kormentheoretiker, daß die ontogenetische Bildung des Articulatenkörpers ein ungeschlechtlicher Fortpflanzungsprozeß, ein Knospungs- oder fortgesetzter unvollständiger Teilungsvorgang sei, eine Stütze im Nachweise analoger Vorgänge im Tierreich, die zweifellos in das Gebiet der ungeschlechtlichen Vermehrung gehören?

Am meisten Aehnlichkeit haben die Vorgänge bei der Bildung des Annelidenkörpers mit den Erscheinungen der „Strobilation" oder „terminalen Knospung", die zur Bildung temporärer, linearer Kolonien führen. Alle Anhänger der Kormentheorie, von den älteren Begründern bis zu den jüngsten Verteidigern, haben denn auch diese Erscheinungen zum Vergleich herangezogen.

1) Die gegenteilige Ansicht, daß die Rotatorien ursprünglich festsitzend seien, hat indessen Thiele (1891) nachdrücklich vertreten. „Nur durch die festsitzende Lebensweise können die Besonderheiten der Rotatorien genügend erklärt werden; durch Festsetzung ist der langausgezogene Fuß mit dem Haftapparat am Ende, die starke Kontraktilität des Leibes und ihre wichtigste Eigentümlichkeit, der retraktile Wimperapparat, erklärbar. Die freibeweglichen Formen sind jedenfalls nicht die primitiven; das Kriechen der Rotatorien kann nicht als eine ursprüngliche Art von Bewegung angesehen werden, während das Schwimmen durch Cilienbewegung in der Tat einige Aehnlichkeit mit dem der Ctenophoren und der Wimperlarven zeigt."

Welcher Natur sind denn diese Erscheinungen? Worauf beruhen sie?

Bei der Erörterung dieser Fragen muß zunächst hervorgehoben werden, daß die Bezeichnung „terminale Knospung" eine durchaus unzutreffende ist. Weder bei der „terminalen Knospung" der Larven der Scheibenquallen, noch bei der der Cestoden oder Syllideen wächst am Ende des unveränderten Körpers (des Muttertieres) eine Knospe hervor, die sich zu einem neuen Individuum entwickelt. Vielmehr sind die Vorgänge, genau unter die Lupe genommen und vergleichend betrachtet, immer Teilungsvorgänge, wie das besonders v. WAGNER (1891) scharf hervorgehoben hat. Die elementare Grunderscheinung, die allen diesen Teilungsvorgängen zu Grunde liegt, ist die, daß ein gestreckter Tierkörper durch Querteilung in zwei Stücke zerfällt, in ein adorales und ein aborales, und daß dann wenigstens das eine dieser Stücke durch Regeneration des anderen wieder zu einem kompletten Individuum auswächst. Ich wähle die Bezeichnungen adoral und aboral, weil sie sich sowohl für die bilateral-symmetrischen, als die radiär gebauten Tiere verwenden lassen und auch für die Cestoden kein Zweifel besteht, was unter adoral zu verstehen ist, obschon sie keinen Mund besitzen.

Untersuchen wir die Bedingungen, unter denen nur einseitige Regeneration erfolgt, so können wir leicht zwei Hauptfaktoren herausfinden. Der eine Faktor — es ist auf dessen große Tragweite von verschiedener Seite und von mir zu wiederholten Malen aufmerksam gemacht worden — ist der, daß die Regenerationsfähigkeit eines Körpers im umgekehrten Verhältnisse zu der Fähigkeit, Geschlechtsprodukte zu erzeugen, steht.

Der zweite Faktor ist der, daß das fehlende Stück nur dann regeneriert wird, wenn sein Vorhandensein biologisch und physiologisch nötig und nützlich ist.

Zu den Formen der Fortpflanzung durch Teilung mit einseitiger Regeneration gehört unter anderen die Strobilation der Scheibenquallen, der Fungien, der Cestoden, gewisser Anneliden, z. B. Clistomastus unter den Capitelliden, des Palolowurms, Eunice viridis GRUBE unter den Euniciden, Haplosyllis unter den Syllideen u. s. w.

Bei den erwähnten Anneliden ist es das aborale (hintere) Teilstück, welches nicht mehr regeneriert, es ist zugleich dasjenige, welches zur Zeit der Loslösung die Geschlechtsprodukte schon vollständig zur Reife gebracht hat. Dient dieses Stück zugleich zur

Ausbreitung, so treten frühzeitig, vor der Loslösung, Umgestaltungen an ihm auf, die es zu einer freien Lokomotion befähigen.

Auch bei den Scheibenquallen und Cestoden sind es die zu den Geschlechtsindividuen werdenden Teilstücke, welche nicht regenerieren, es sind im ersteren Falle die oralen, im letzteren die aboralen. Hier kommt in Betracht, daß das Teilstück, dessen Regeneration unterbleibt, der Scolex des Bandwurms[1]), das Fußstück des Scyphistoma, für das andere Teilstück (das Bandwurmglied, die Ephyra) biologisch und physiologisch bedeutungslos ist. Die Regeneration beschränkt sich auf eine Art Vernarbung der Trennungsstelle.

Wenn wir das ontogenetische Zustandekommen des metameren Zustandes des Annulatenkörpers als ungeschlechtliche Fortpflanzung auffassen, so gehört sie hierher, in diese Kategorie der Fortpflanzung durch Teilung mit einseitiger Regeneration. Die Regeneration unterbleibt an den adoralen Teilstücken, den Metameren, die auch hier in der Tat später zu den Geschlechtssegmenten werden, mit Ausnahme des vordersten (des Kopfsegmentes) und gewöhnlich einiger darauf folgender, die sich nie geschlechtlich differenzieren, was wiederum für den Vergleich eine sehr große Schwierigkeit ist. Auf eine andere schwer verständliche Eigentümlichkeit komme ich nachher noch zurück, nämlich auf die, daß das Annelid sich zu sich selbst in Gegensatz stellt, wenn es einerseits bei der ontogenetischen Entwickelung sich wie eine Medusenstrobila verhält, da das aborale Teilstück (das Pygidium oder

1) Ich habe es immer für möglich gehalten, daß einmal der Fall der Regeneration des Scolex an der losgelösten, jungen Proglottis entdeckt werde, und es wäre interessant, hierüber experimentell Aufschluß zu gewinnen. Vielleicht liegt in dem eben von M. Lühe 1902 beschriebenen Urogonoporus armatus ein ähnlicher Fall vor. Dieser Parasit von Acanthias ist nur in der Form von Proglottiden gefunden worden, die aber vorne einen beweglichen, herzförmigen, mit kräftigen Stacheln dicht besetzten Haftlappen, also eine Art Scolex, besitzen. Da die Geschlechtsöffnung am Hinterende des Körpers liegt, so ist es nicht wahrscheinlich, daß bei dieser Art die losgelösten Proglottiden einer langen Bandwurmkette entstammen. Vielmehr darf man an die Möglichkeit denken, daß, wenn die Proglottiden von Urogonoporus sich nicht etwa direkt aus dem Ei entwickeln, die Art also zu den Monozoa oder Cestodaria zu rechnen wäre, die Proglottiden sich sehr frühzeitig von einer kurzen Strobila loslösen, um ein mit Stacheln bewaffnetes scolexähnliches Kopfende zu regenerieren und sich damit an der Darmwand zu verankern.

Aftersegment des Ringelwurmes, das Fußstück der Medusenstrobila) das regenerierende ist, während andererseits, wenn am gegliederten, durch ungeschlechtliche Fortpflanzung entstandenen Ringelwurmkörper, dieser linearen Trochozoenkolonie, neuerdings wieder ungeschlechtliche Fortpflanzung auftritt, also die Kolonie als solche sich ungeschlechtlich vermehrt, es nunmehr das orale Teilstück der Kolonie ist, welches das aborale regeneriert.

Ich darf hier nicht unterlassen, darauf aufmerksam zu machen, daß in diesem letzteren Falle, wo es sich um eine unzweideutige Fortpflanzung durch Teilung handelt, welches Vermögen zweifellos mit dem Regenerationsvermögen innig zusammenhängt, auch eine Uebereinstimmung mit dem Regenerationsvermögen darin besteht, daß die Reparationsfähigkeit des vorderen Abschnittes eines in zwei Stücke zerschnittenen Wurmes (Platoden, Nemertinen, Anneliden) überall größer zu sein scheint als die des hinteren. Das gewaltige Regenerationsvermögen, das dem Schwanzstücke des sich entwickelnden Ringelwurmes zukommt, während die Regeneration an den vorderen Stücken (den Metameren) gänzlich unterbleibt, ist also eine durchaus befremdende Erscheinung und könnte wiederum nur unter der Annahme verständlich erscheinen, daß der Körper der ungegliederten Stammform am Hinterende festgeheftet war.

Häufiger als die Fortpflanzung durch Teilung mit einseitiger Regeneration ist bei den Würmern diejenige mit beidseitiger Regeneration, indem nicht nur das vordere Stück wieder das hintere, sondern auch das hintere wieder das vordere regeneriert. Dies letztere geschieht indessen nur dann, wenn das hintere Teilstück zur Zeit der Sonderung geschlechtlich noch unreif ist, sich gewissermaßen auf einem Jugendstadium befindet. Hat zur Zeit der Sonderung die Bildung der Geschlechtsprodukte im hinteren Teilstücke schon begonnen, wie das bei den oben erwähnten Formen Clistomastus, Palolo (Eunice viridis), Haplosyllis und noch anderen der Fall zu sein scheint, so unterbleibt die Regeneration des vorderen an diesem hinteren Teilstücke.

Der Umstand, daß die Teilung im geschlechtlich noch unreifen Zustande des Körpers erfolgt, ist es also, welcher das Eintreten der Regeneration an beiden Teilstücken ermöglicht. Dazu kommt freilich noch, daß das Vorhandensein eines vorderen Teilstückes für das hintere keineswegs belanglos ist (wie z. B. bei den Cestoden), sondern daß ihm vielmehr eine sehr große Bedeutung zukommt. Das hintere Stück ist nämlich dazu bestimmt, ein selbständiges

Leben zu führen. Für dieses Leben sind aber die spezifischen Kopforgane (Sinnesorgane, Mund und Pharynx) unerläßlich.

In fast allen Fällen der Fortpflanzung durch Teilung scheint sich am vorderen Stück mit der Regenerationsfähigkeit auch die fortgesetzte Teilfähigkeit zu erhalten, was wieder damit zusammenhängt, daß dieses Stück niemals geschlechtsreif wird[1]).

Was das hintere Stück anbetrifft, so scheint sein Verhalten vollständig von dem Zeitpunkte des Eintrittes der geschlechtlichen Produktionsfähigkeit abzuhängen. Tritt diese sehr früh ein, so unterbleibt, wie wir oben gesehen, sogar die Regeneration; tritt sie erst später ein, erst geraume Zeit, nachdem sich das hintere Teilstück schon vom vorderen gesondert hat, so wird wohl das Vorderstück mit dem Kopf regeneriert, aber das derart zu einem vollständigen Individuum komplettierte Hinterstück bleibt als Geschlechtsindividuum teilungsunfähig. Tritt aber die Geschlechtsperiode vorerst überhaupt nicht ein, wird sie auf unbestimmte Zeit verschoben, so regeneriert das hintere Teilstück nicht nur, sondern es behält auch, ebensogut wie das vordere Stück, die Fähigkeit der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Teilung bei. Bekanntlich erhält sich diese Fähigkeit bei einer Reihe von Formen durch Generationen hindurch, und bei manchen von ihnen ist zur Zeit überhaupt nur die ungeschlechtliche Fortpflanzungsweise bekannt.

Diese Teilungs- und Regenerationsfähigkeit kann sich so steigern, und die Teilungserscheinungen können sich so stark beschleunigen, daß sich ein Wurm simultan oder fast simultan in mehrere regenerationsfähige Stücke teilt, von denen die mittleren weder einen Kopf noch ein Schwanzstück besitzen und bisweilen scheinbar nur aus einem Segmente bestehen.

Von großem Einfluß auf den besonderen Verlauf der Erscheinungen der Fortpflanzung durch Teilung ist der Umstand, daß in vielen Fällen die vollständige körperliche Trennung der Teilstücke erst spät erfolgt, so daß sie noch eine kürzere oder längere Zeit zusammenhängen und temporäre Wurmketten, im Falle der Anneliden lineare Kolonien von Kolonien (im Sinne der Kormentheoretiker) bilden. Dabei durchzieht der Darm die ganze Kette bis an das hinterste Ende.

---

1) Eine Ausnahme, welche die Regel bestätigt, macht der von Huxley (1855) beschriebene Fall von Protula, wo nach erfolgter Teilung das vordere Tochterindividuum sich nicht mehr durch Teilung vermehrt, dafür aber, wie das hintere, geschlechtsreif wird.

Die verschiedene Zusammensetzung dieser Ketten wird wiederum dadurch bedingt, daß in dem einen Falle nur das vordere Teilstück nach erfolgter Regeneration sich wieder durch Teilung fortpflanzt, während im anderen diese Fortpflanzung auch am hinteren eintritt.

Im ersteren Falle, der bei gewissen Syllideen (Autolytus, Myrianida) eintritt und eine gewisse Aehnlichkeit mit der Strobilation der Scheibenquallen und Bandwürmer aufweist, ist dem Vorderstück eine Kette von Individuen angehängt, von denen das letzte das älteste ist und sich zuerst nach erlangter Geschlechtsreife loslösen wird, während die Individuen nach vorne sukzessive jünger werden und das erste das jüngste ist, dasjenige, das sich eben erst vom vorderen Teilstücke des Stammtieres unvollständig gesondert, einen Kopfteil regeneriert und begonnen hat, nach der Manier wachsender Anneliden die Zahl der Segmente von seinem neuen „fortwachsenden Schwanzende" aus zu vermehren. Das vordere Teilstück des Stammtieres seinerseits hat inzwischen schon wieder begonnen, das ihm entfremdete, aber nicht losgelöste Hinterende (das jüngste Individuum der angehängten Kette) zu regenerieren; das Regenerat wird sich sodann nachher wiederum durch Regeneration und Wachstum individualisieren, ohne sich vorderhand loszulösen. Dadurch wird das vorher vorderste und jüngste Individuum der angehängten Kette zum zweitvordersten und zweitjüngsten u. s. f. Aehnlich sind die Verhältnisse bei Aeolosoma.

Im zweiten Falle, wenn auch das hintere Teilstück nicht nur regeneriert, sondern sich auch, wie das vordere, wiederum durch Teilung fortpflanzt, entstehen — also durch fortgesetzte Teilung beider regenerierender Teilstücke, wobei das vordere gewöhnlich etwas vorauseilt — ebenfalls Ketten, in welchen jedoch die Aufeinanderfolge der Individuen keineswegs der Aufeinanderfolge der Altersstufen entspricht, in denen vielmehr die einzelnen, verschiedenalterigen Individuen nach ganz anderen Gesetzen angeordnet sind, die sich leicht aus dem Modus und dem Rhythmus der fortgesetzten Zweiteilung des Stammindividuums ableiten lassen. Das aber ist klar, daß bei dieser zweiten Form der Kettenbildung die schließliche Loslösung der einzelnen Individuen nicht in der Art erfolgen kann, wie bei der ersten Form, wo sich immer das hinterste Individuum, das jeweilen zugleich das älteste ist, loslöst. Vielmehr erfolgt die schließliche Freiwerdung der einzelnen Individuen durch Zerfall der Kette in die einzelnen

Glieder, nachdem alle zuvor durch Regeneration und Wachstum einander annähernd gleich geworden sind. Es wäre für meinen Zweck ganz überflüssig, die verschiedenen Variationen dieser Vermehrungsweise zu studieren, denn sie zeigt nicht die geringste Aehnlichkeit mit der Bildung der Metamerenkette, die der Annelidenkörper darstellt. Aber es ist in diesem Zusammenhange gewiß erlaubt sich zu fragen: wie kommt es, daß, wenn wirklich der Annelidenkörper eine lineare Kolonie ist, die Bildung der unter Umständen überaus zahlreichen Individuen, die sie zusammensetzen, immer nach dem ersten Modus erfolgt, mit der Variante, daß es hier immer nur das hintere Teilstück ist, welches regeneriert und sich dann wieder teilt?

Warum tritt bei den Articulaten nicht gelegentlich auch der zweite Modus auf, warum vermehrt sich die Zahl der Individuen nicht auch durch Teilung der vorderen Teilstücke (Metameren), welche Erscheinung von vorneherein um so eher zu erwarten wäre, als diese Teilstücke noch lange nach ihrer Sonderung geschlechtlich undifferenziert bleiben und sie der Nahrungsquelle (dem Kopfsegment) näher liegen, als das „fortwachsende Schwanzende"?

Wenn wir auf das über die Bildung linearer Kolonien durch ungeschlechtliche Fortpflanzung und über ihre Beziehung zur ontogenetischen Entwickelung des Annelidenkörpers Gesagte zurückblicken, so konstatieren wir die zahlreichen Schwierigkeiten, die der Auffassung dieser letzteren als einer ungeschlechtlichen Fortpflanzung im Wege stehen, auch ganz abgesehen davon, daß bei den Formen, die zum Vergleiche herbeigezogen werden könnten, die schließliche Loslösung der Individuen der Kolonie ein Hauptzweck ist, und ganz abgesehen davon, daß lineare Kolonien, bei denen ein einziges, das adorale Individuum, die Rolle eines Ernährers spielen kann, für die Bildung dauernder Tierstöcke möglichst ungeeignet erscheinen.

Am größten ist die Uebereinstimmung mit der Strobilation der festsitzenden jungen Scheibenqualle, indem auch hier das aborale Teilstück die beständig regenerierende, also ungeschlechtlich zeugende Amme ist, während unter den zahlreichen, unvollständig abgeschnürten, oralen Teilstücken nur eines, das terminale, jeweilen für die ganze Kolonie, die Rolle des Ernährers, gleichsam der ernährenden Amme spielt[1]).

---

1) In seinem Lehrbuch sagt Hatschek, p. 408, bei Besprechung der phylogenetischen Entstehung der Metamerie, daß an dem als

Sonst aber ist die ernährende und die zeugende Amme immer eine und dieselbe Person, und es muß nochmals darauf hingewiesen werden, daß sogar bei den kettenbildenden Syllideen mit ihrer pseudo-sedentären Lebensweise das vordere Teilstück die ernährende und zeugende Amme in einer Person ist und bleibt.

Es gibt indes einen Fall ungeschlechtlicher Fortpflanzung innerhalb der Anneliden, der, bis jetzt allein dastehend, ganz an die Bildungsweise der Metamerenkette des Annelidenkörpers erinnert, ein Fall, in dem das hintere Teilstück die ungeschlechtlich vermehrende Amme ist, während von den sukzessive gesonderten vorderen Teilstücken das vorderste jeweilen die Rolle einer ernährenden Amme spielt. Es handelt sich um Ctenodrilus pardalis Clap. (Fig. 3 C)., eine sehr einfache Chätopodenform, die bis jetzt nur im ungeschlechtlichen Zustande beobachtet worden ist, und deren ungeschlechtliche Fortpflanzung v. Kennel 1882 eingehend beschrieben hat.

Die Teilungsvorgänge verlaufen hier allerdings auffällig nach dem Muster der Segmentation im Gegensatz zur Strobilation (man vergl. Semper 1876—1877).

Die Teilungserscheinungen nehmen hier ihren Anfang, wenn das Tier noch sehr klein und jung ist und noch aus wenigen Segmenten besteht. Das in Fig. 1, Taf. XVI der v. Kennelschen Abhandlung abgebildete Tier, das der Verfasser selbst als ziemlich jung bezeichnet, zählt 11—12 Segmente, trotzdem besitzt es schon 3 deutliche Regenerationszonen, durch welche die Teilung in 4 Individuen angedeutet ist. Die erste Regenerationszone legt sich an der Grenze zwischen dem 3. und 4. Segment an (der Schlund erstreckt sich bis in das 3. Segment hinein). Innerhalb jeder Regenerationszone erfolgt später die Teilung, die Durchschnürung. Der vordere Teil einer solchen, äußerlich als eine ringförmige Verdickung kenntlichen Regenerationszone stellt die Anlage des sich regenerierenden hinteren Teilstückes am vorderen, der hintere Teil derselben Zone die Anlage des sich regenerierenden vorderen Teilstückes am hinteren dar.

Kettencormus aufgefaßten Annelidenkörper das vorderste Individuum „als „„Amme““ steril“ blieb. Ich verstehe diese Ausdrucksweise nicht. Als Ammen bezeichnet man doch herkömmlicherweise nicht sterile, sondern sich fortpflanzende, nämlich ungeschlechtlich oder parthenogenetisch sich fortpflanzende Individuen, die daneben allerdings meist noch die Rolle des Ernährers spielen.

Die zweite Regenerationszone tritt an der Grenze des 4. und 5., die dritte an der Grenze des 5. und 6., die vierte an der des 6. und 7. Segmentes auf u. s. w. u. s. w. Wenn das Tier aus 14 Segmenten besteht, kann es schon 6 Regenerationszonen zeigen.

„Je älter das Tier wird, desto weiter werden sich die Knospungszonen entwickeln, desto mehr Segmente werden aber auch am Afterende neu gebildet, und in demselben Maße treten neue Knospungszonen immer weiter nach hinten auf. Bis sich freilich die achte oder gar neunte nach hinten hin zu bilden anfängt, haben die vorderen ihre Reife bereits soweit erlangt, daß das ursprüngliche Individuum in eine Anzahl Zooide von vorn nach hinten zerfällt, die sich nach ihrer Trennung rasch in neue Tiere ausbilden. Ebenso wächst das übrig gebliebene Hinterende, das entweder schon Knospungserscheinungen aufweisen kann, oder auch nicht, in ein vollkommenes Tier aus, bei dem sich derselbe Vorgang wieder abspielt, wie wahrscheinlich auch bei den vorderen Teilprodukten, bis vielleicht eine Zeit kommt, wo alle Individuen diese Vermehrungsweise aufgeben, um Geschlechtsorgane zu entwickeln und sich auf geschechtlichem Wege fortzupflanzen."

An dieser Form der ungeschlechtlichen Fortpflanzung ist, abgesehen von der Aehnlichkeit mit der Segmentation, d. h. der Metamerenbildung des Annelidenkörpers, besonders das auffällig und merkwürdig, daß die Regenerationszonen segmental auftreten, daß die durch sie begrenzten Teilstücke also nur segmentgroß sind.

Beide Punkte müssen genauer untersucht werden.

Was den ersten Punkt, die Aehnlichkeit mit der Segmentation anbetrifft, so ist diese nicht zu leugnen. Sie muß rückhaltlos zugegeben werden. Wenn man sich fragt, wie sie zu stande gekommen ist, so scheint mir die richtige Antwort ganz nahe liegend. Der besondere Verlauf der Teilungserscheinungen bei Ctenodrilus pardalis scheint mir in hohem Maße beeinflußt zu sein erstens dadurch, daß sie außerordentlich und außergewöhnlich frühzeitig eintreten, und zweitens dadurch, daß das Teilungs- und Regeneratiosvermögen sehr stark gesteigert erscheint. Der erste Anfang der Teilungsvorbereitungen wird wohl schon am jungen Tier mit 7 oder 8 Segmenten zu konstatieren sein. Wenn die Regenerationszone (spätere Teilungsstelle) an der Genze vom 3. und 4. Segment liegt, also unmittelbar hinter der Schlundregion, die von der Teilung unberührt bleiben muß, so ist das ungefähr die Mitte des Körpers. •Und nun wächst der jugendliche Körper weiter, und es liefert das fortwachsende Schwanzende dem hochentwickelten Teilungstriebe immer wieder

neues Material. Es macht sich der Teilungstrieb schon wieder geltend, bevor die Regenerationszone vorn am hinteren Teilstück Zeit gehabt hat, das vordere 3-gliedrige Teilstück mit Mund, Gehirn, Pharynx, Schlund etc. zu regenerieren. Die zweite Regenerationszone (und zugleich Teilungsstelle) tritt also in der virtuellen Mitte des durch Regeneration ergänzt gedachten hinteren Teilstückes auf.

Daß das vordere Teilstück sich zunächst nicht auch durch Teilung fortpflanzt, daß nicht auch an ihm Regenerationszonen auftreten, läßt sich unschwer verstehen. Dieses Teilstück hat kein Material dazu, es besitzt ja, wenn im hinteren Teilstück schon neue Knospungszonen auftreten, für die das fortwachsende Schwanzende das Material liefert, kaum erst die allerfrüheste Anlage eines eigenen fortwachsenden Schwanzendes. Wenn aber dieses letztere ausgebildet sein wird, dann wird schon längst die ganze Kette in die einzelnen Glieder zerfallen sein. In dem zur Diskussion stehenden Punkte ist es lehrreich, einen Blick auf die Teilungserscheinungen einer nahe verwandten Ctenodrilusart zu werfen, bei der die Zahl der Körpersegmente vor dem ersten Eintritt der Teilung viel beträchtlicher ist. Ich meine Ctenodrilus monostylos, eine Form, die Graf ZEPPELIN 1883 genauer untersucht hat und die sich jahrelang durch ungeschlechtliche Fortpflanzung vermehrt. Die Form hat 20—25, höchstens 35 Segmente. Auch bei ihr beginnt die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Teilung „so ziemlich in der Mitte des Körpers" (Fig. 3 A). Dadurch erhält denn auch das vordere Teilstück Material für weitere Teilungen, die in der Tat so wenig ausbleiben, wie am hintern. Nur beginnt hier der Regenerationsprozeß, wie bei Lumbriculus, erst nach erfolgter Abschnürung. Wie nun die weiteren Teilungserscheinungen an jedem Teilstück sich abspielen, braucht hier nicht erörtert zu werden, doch darf bemerkt werden, daß die Zerstückelung unter Umständen so weit geht, daß ein Bruchstück nur aus einem Segmente bestehen kann (Fig. 3 B).

Wiederum ganz so wie Ctenodrilus pardalis — Ausbleiben der Teilungsvorgänge am vorderen Teilstück — verhält sich nach SCHARFF (1887) Ct. parvulus, dessen Körper aus wenigen Segmenten, 7—10, besteht. In seinen Abbildungen 3a und 3b führt uns SCHARFF 2 Stadien von Ct. parvulus vor, wo bei im ganzen 9 Körpersegmenten (inkl. Kopf- und Aftersegment) schon 3 Regenerationszonen deutlich zu erkennen sind.

Die biologische Bedeutung der beiden ähnlich verlaufenden Vorgänge der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von Ctenodrilus pardalis und parvulus einerseits und der Metamerenbildung andererseits ist so verschieden wie möglich. Bei der Bildung der Metameren des Annelidenkörpers ist ihr Zusammenbleiben die Hauptsache, bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von Ctenodrilus ist die vollständige Loslösung der in möglichst großer Zahl erzeugten Individuen voneinander die Hauptsache. Die Individuen bleiben nicht länger miteinander verbunden, als bis sie infolge ihrer Ernährung vom vorderen Teilstück aus hinreichend ausgerüstet sind, um selbständig die begonnene Regeneration beendigen und sich selbständig ernähren zu können.

Fig. 3 A—C. A. Ctenodrilus monostylos in Querteilung (nach Graf Zeppelin). Aus Korschelt und Heider.

B. Ein nur aus einem einzigen Segment bestehendes Teilstück desselben Wurmes. *c* Cirrus, *d* Darm.

C. Ctenodrilus pardalis (nach v. Kennel). *kn* die Knospungszonen, an denen der Wurm später in die einzelnen Teilstücke zerfällt, *d* Darm.

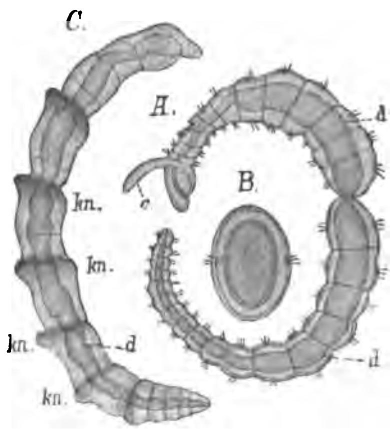


Fig. 3.

Die zweite Erscheinung, welche die ungeschlechtliche Fortpflanzung von Ctenodrilus ganz besonders interessant macht und ihr eine hervorragende Bedeutung für die Beurteilung der Metamerie zu verleihen scheint, ist die, daß die Teilung den Körper in so kleine Bruchstücke zerlegt oder zerlegen kann, daß ein Bruchstück nur aus einem Segment besteht, das vollständig regenerationsfähig ist. Sowohl v. Kennel als Scharff erblicken hierin ein ursprüngliches Verhalten, offenbar, weil es die individuelle Selbständigkeit oder selbständige Individualität der Metameren zu demonstrieren scheint. Ich selbst kann in diesem Verhalten nur den Ausdruck einer außerordentlich hoch gesteigerten Teilungs- und Regenerationsfähigkeit erblicken, ähnlich der betreffenden Fähigkeit bei der Hydra, bei Lumbriculus etc.

Ich würde mich auch nicht wundern, wenn experimentell nachgewiesen würde, daß auch ein **Bruchstück eines Segmentes** regenerationsfähig ist.

Als ein ursprüngliches Verhalten könnten die Anhänger der Trochophora- und zugleich der Kormentheorie die Abtrennung von einzelnen Segmenten mit nachfolgender Regeneration nur dann betrachten, wenn durch die Regeneration jedes Segment annähernd wieder die Organisation der ursprünglichen unsegmentierten Stammform, des Trochozoon, erlangen würde. Weit entfernt davon regeneriert jedes isolierte Segment vorn wieder den 3-gliedrigen Vorderkörper und hinten das fortwachsende Schwanzende, aus dem bald wieder neue Rumpfsegmente sukzessive sich nach vorn herausdifferenzieren. Der Vorgang verläuft genau so, wie er nicht anders zu erwarten ist, wenn man den Annelidenkörper für ein einziges, einem Platodenindividuum entsprechendes, freilich in bestimmter Weise organisiertes, im vorliegenden Falle eben segmentiertes, Individuum betrachtet. Die Kormentheoretiker hingegen müssen annehmen, daß im Falle von Ctenodrilus ein isoliertes, mitten aus der linearen, polymorphen Kolonie herausgelöstes Individuum wieder durch Regeneration nach vorn nnd hinten eine neue polymorphe Kolonie bildet. Das wäre nun an und für sich nicht undenkbar, aber jedenfalls ohne direkte Analogie, denn es wäre doch weit ausgeholt, wenn man zum Vergleich die Entwickelung (d. h. Regeneration) eines jeden Metazoenindividuums (Zellenstaat) aus der befruchteten oder unbefruchteten Eizelle herbeiziehen wollte.

Aber es ist nicht einmal richtig, daß bei Ctenodrilus bei der Fortpflanzung durch Teilung einzelne Segmente abgeschnürt werden und daß ein jedes isolierte Segment sich wieder zu einem Wurm regeneriert. Für alle 3 Arten von Ctenodrilus stellen alle 3 Autoren ausdrücklich fest, daß die Teilungsebenen (welche mitten durch die Regenerationszonen hindurchgehen) durchaus nicht mit der natürlichen morphologischen Grenze der Segmente, dieser vermeintlichen Individuen einer linearen Kolonie, zusammenfällt. Ueber die Lage dieser Grenze ist doch wohl ein Zweifel nicht möglich; sie fällt mit der äußeren Ringfurche zwischen 2 Metameren zusammen und geht genau zwischen der vorderen und hinteren Lamelle eines Dissepimentes hindurch. Nun liegen aber die Regenerationszonen und mit ihr die Teilungsebenen bei Ctenodrilus gar nicht an dieser Segmentgrenze, sondern eine Strecke weit dahinter (vgl. Fig. 3 C), so daß die zwischen 2 aufeinander folgenden Teilungsebenen liegende Körperstrecke wohl segmentgroß ist,

d. h. aus so viel Material besteht, wie ein Segment. Aber die Strecke gehört in Wirklichkeit zwei Segmenten an, sie besteht aus der größeren hinteren Hälfte eines Segmentes und der viel kleineren vorderen Hälfte des nächstfolgenden Segmentes. Die Teilungsebenen gehen also mitten durch die Individuen der Metamerenkolonie hindurch. Diese gewiß nicht bedeutungslose Tatsache spricht doch sicher viel eher zu Gunsten der Ansicht, daß der Annelidenkörper eine einzige, metamer organisierte Metazoenperson ist, als zu Gunsten derjenigen, die in ihm einen linearen Individuenstock erblickt. Denn wenn sich eine lineare Kolonie als Kolonie durch Teilung fortpflanzt, so wird sich als Teilungsstelle doch gewiß am ehesten die Grenze zwischen 2 benachbarten Individuen ausgebildet haben, dieselbe Stelle, an der sich in der Vorzeit die Individuen voneinander loslösten, als noch die „Segmentation“ zur Bildung sich loslösender Geschlechtsindividuen führte.

Aehnlich wie bei Ctenodrilus pardalis und parvulus, also im Sinne einer Segmentation, Auftreten neuer Regenerationszonen mit Teilungsebenen immer nur hinter den zuerst gebildeten, soll die ungeschlechtliche Fortpflanzung auch bei Oscar Schmidts Parthenope serrata verlaufen, wie v. Kennel aus der Schmidtschen Abbildung herauslesen zu dürfen glaubt. Der Unterschied liegt darin, und v. Kennel betrachtet das als ein weniger ursprüngliches Verhalten, daß die zwischen 2 aufeinander folgenden Regenerations- und Teilungszonen liegende Körperstrecke nicht nur segmentgroß ist, sondern aus mehreren Segmenten besteht. Ich kann natürlich die v. Kennelsche Ansicht auch in diesem Punkte nicht teilen.

Zum Schlusse darf doch wohl noch folgendes gesagt werden. Es muß — nicht als unmöglich — aber doch als wenig wahrscheinlich erscheinen, daß in der gleichen Abteilung, in der die ungeschlechtliche Produktion neuer, frei werdender Individuen in wenigstens zur Zeit unerklärlicher Weise zu Gunsten der Erzeugung einer dauernden, linearen Kolonie aufgegeben wurde, sich das nämliche verlassene und aufgegebene Fortpflanzungssystem nunmehr an der Kolonie, und zwar in verschiedenen Formengruppen jener Abteilung, doch in jeder selbständig, wieder neu eingeführt hat, aber mit umgekehrtem Verlaufe.

Wir sind nun am Ende der etwas weitschweifigen Untersuchung der Frage angelangt, ob sich die Segmentation vom biologischen Gesichtspunkte aus als eine unter die Rubrik „ungeschlechtliche Fortpflanzung“ einzureihende Stockbildung auffassen lässt. Wir

konstatieren: **die Untersuchung ist nicht zu Gunsten dieser Auffassung ausgefallen.**

Ich habe zu Beginn dieses die Kormentheorie des Articulatenkörpers behandelnden Abschnittes die Wichtigkeit und Richtigkeit des HATSCHEKschen Postulates betont, daß man, um jene Theorie zu begründen, im stande sein müsse, die Organisation des Metamers und die des Kopfsegmentes auf denselben Grundtypus zurückzuführen, daß man nachweisen müsse, daß beide aus derselben Urform entstanden sein können.

Ich komme jetzt kurz auf diesen Punkt zurück.

Der „Grundtypus", die „Urform" kann doch für den Trochophoratheoretiker nur das rotatorienähnliche hypothetische Trochozoon sein. Wenn ich nun für einen Augenblick zugebe, daß die Bildung des Annelidenkörpers als eine sukzessive Teilung eines ungegliederten Tieres aufgefaßt werden kann, wobei aber immer nur das hintere Teilstück regeneriert und sich teilt, so muß ich zunächst auch ohne weiteres zugeben, daß das Fehlen der im „Pygidium" oder „fortwachsenden Schwanzende" enthaltenen Teile am Kopfsegment oder an den Rumpfmetameren der Theorie keine Schwierigkeiten bereitet.

Dagegen bietet die Zurückführung des Kopfsegmentes und der Rumpfsegmente (auf die heteronome Differenzierung dieser letzteren wollen wir als für das Grundproblem von nebensächlicher Bedeutung gar nicht zu sprechen kommen) auf eine gemeinsame pygidiumlose Grundform in der Tat, wie schon HATSCHEK ganz deutlich erkannte, große, meiner Ansicht nach unübersteigliche Schwierigkeiten. Ich will nun zwar vorderhand blindlings annehmen, daß aus einer vorübergehenden Fortpflanzungsstrobila eine dauernde Kolonie pygidiumloser Metameren (letztere den scolexlosen Proglottiden der Bandwurmkette vergleichbar) mit einem einzigen regenerierenden Pygidium am Hinterende (dem regenerierenden Scolex am Vorderende der Bandwurmkolonie vergleichbar) werden konnte. Dann könnte ich in der Tat dem Kormentheoretiker eine Reihe wichtiger Zugeständnisse machen.

Ich kann dann zugestehen, daß sich das Vorderende der Kette, besonders aber das vorderste Individuum als Leit-, Jagd- und Freßtier — zu den Individuen des Rumpfes immer mehr in Gegensatz stellte.

Das Leittier (Kopfsegment) behielt den Mund bei, und sein Pharynx konnte sich, wenn er sich stark entwickelte, in die nächstfolgenden Individuen hineinerstrecken.

Am Leittier gelangten die spezifischen Sinnesorgane und das Gehirn zu besonders hoher Entwickelung.

Das Leittier wurde geschlechtlich steril, ebenso vorderste Rumpfindividuen, da durch die starke Entwickelung der inneren Kopforgane der Raum für die Geschlechtsorgane in dieser Region immer mehr eingeschränkt wurde.

Auch der Schwund der Nephridien am Leittier der „erwachsenen Kolonie" bietet keine Schwierigkeiten.

Als zum Leittier gehörig muß doch wohl vom Standpunkte des Kormentheoretikers auch das vorderste Bauchganglienpaar, das untere Schlundganglion, betrachtet werden.

Die phylogenetische Ableitung dieses Ganglions, und damit überhaupt der ganzen Bauchganglienkette, bot den Trochophoratheoretikern früher große Schwierigkeiten, weil kein ähnliches Nervenzentrum bei den Rotatorien bekannt war. Im Jahre 1888 aber fand ZELINKA bei seiner mustergültigen Untersuchung von Discopus ein subösophageales Ganglion. Dieser Befund ist bis jetzt meines Wissens vereinzelt geblieben.

ZELINKA selbst hat seine Bedeutung nur wenig hervorgehoben. Er ist sogar einigermaßen im Zweifel, ob das betreffende Ganglion dem unteren Schlundganglion der Anneliden homolog ist, denn er sagt p. 229, daß man, wenn die Seitennerven der Rädertiere dem Schlundringe der Anneliden entsprechen, dann das „subösophageale Ganglion von Discopus nur als ein Kaumuskelganglion[1]), ebenso wie die ringförmige Umspannung des Schlundes durch locker gefügte Zellen und Zellfortsätze nur als von untergeordneter Bedeutung betrachten" müsse.

Erst EISIG (1898) betonte die große Bedeutung der ZELINKAschen Entdeckung:

„Indem wir so auch der Stammform, welche die Trochophora rekapituliert (und die in den Rotatorien ihre nächsten heutigen Vertreter hat), ein solches Ganglion zuzuerkennen berechtigt sind, lassen sich Subösophagealganglion der Rotatorien, Molluscoiden etc., sowie Pedalganglion der Mollusken einer- und Bauchstrang der Anneliden etc. andererseits leicht als Homologa begreifen."

EISIG neigt der Ansicht zu, daß die Ausbildung des Schlundes, besonders seiner Muskulatur, viel dazu beigetragen habe, daß gerade an dieser Stelle ein so mächtiges nervöses Zentrum zur Ausbildung kam. Er vermutet nämlich, daß das Schlundnervensystem von Capitella sich von der Anlage des hinteren Schlund-

1) Von mir hervorgehoben.

ganglions entwickle und daß es mit diesem zusammenhängt und er beruft sich besonders auf den von KLEINENBERG für Lopadorhynchus geleisteten Nachweis der Herkunft des Schlundnervensystems vom unteren Schlundganglion.

Ich muß demgegenüber aber doch hervorheben, daß, soweit mir die einschlägige Literatur bekannt ist, die zahlreichen Befunde dahin gehen, daß das Schlundnervensystem nicht nur bei den Anneliden, sondern auch bei allen Arthropoden entweder mit dem Gehirnganglion oder mit den Schlundkommissuren, nirgends aber mit dem unteren Schlundganglion zusammenhängt[1]).

Sollte es sich als sicher herausstellen, daß das Subösophagealganglion von Discopus dem unteren Schlundganglion der Articulata homolog ist, so wäre in der Tat eine große Schwierigkeit, die der Kormentheorie mit Bezug auf die Zurückführung des Kopfsegmentes auf ein Leitindividuum im Wege steht, beseitigt, und zwar selbst dann, wenn das Vorkommen auf die eine Form beschränkt bleiben würde.

Wie steht es nun mit den Rumpfmetameren? Lassen sie sich mit dem Kopfsegment auf eine gemeinsame pygidiumlose Grundform, das rotatorienähnliche Trochozoon (ohne Hinterende), zurückführen?

Wir wollen die Frage nach der Entstehung der Anhänge des Kopfsegmentes und der Rumpfmetameren unbeantwortet und die weitere Frage der Homologie der beiderlei Anhänge offen lassen — diese Fragen sind bekanntlich sehr kontrovers und bieten große Schwierigkeiten.

Die Hauptfrage ist für uns vielmehr die: hat die ausschließliche Verwendung der Rumpfindividuen der Kettenkolonie zu Lokomotions-, Verdauungs-, Resorptions- und Exkretionszwecken und zur Erzeugung der Geschlechtsprodukte einen so weitgehenden Einfluß auf ihre Organisation haben können, daß aus ihnen die Rumpfmetameren des Annelidenkörpers mit ihrer bekannten Organisation geworden sind?

---

1) Allerdings hatte KLEINENBERG für Lopadorhynchus angegeben, daß das Schlundnervensystem mit dem unteren Schlundganglion in Verbindung steht. Allein MEYER hat nachgewisen, daß diese Angabe unrichtig ist. Er glaubt, daß die Schlundnerven irgendwo aus den Hirnkonnektiven austreten. Nach MEYER liegt im Verlaufe der Schlundnerven, an der Wand der Mundhöhle, jederseits ein Pharyngealganglion. Also ein Pharyngealganglion neben dem unteren Schlundganglion!

Das Nephridialsystem des Rumpfes bietet nach meinem Dafürhalten keine Schwierigkeit, wenn es sich darum handelt, die Rumpfmetameren und das Kopfsegment auf eine und dieselbe Grundform zurückzuführen. Denn ich bin ja seit langem Anhänger und Befürworter der Idee, daß die Rumpfnephridien der Anneliden den, meist nur sich auf dem Larvenstadium erhaltenden, Nephridien des Kopfsegmentes homolog sind.

Eine Schwierigkeit besteht auch nicht mit Bezug auf die Cölomsäcke, denn auch das Kopfsegment besitzt sein, anfänglich postoral gelagertes, Cölomsackpaar, das nach den Untersuchungen von E. Meyer (1901) im Laufe der Ontogenese in den präoralen Abschnitt des Kopfsegmentes (den sogenannten Kopflappen oder das Prostomium) vorwächst.

Die Bauchganglien bieten auch keine Schwierigkeit, wenn das Subösophagealgangion von Discopus wirklich dem unteren Schlundganglion der Articulaten entspricht und also bei der „Grundform" vorausgesetzt werden darf. Eine Schwierigkeit entsteht nur dann, wenn man mit Eisig annimmt, daß die starke Ausbildung der Schlundmuskulatur viel dazu beigetragen habe, „daß gerade an dieser Stelle", d. h. unter dem Schlunde, „ein so mächtiges nervöses Zentrum zur Ausbildung kam". Denn gerade der Schlund wiederholt sich nicht an den Rumpfindividuen der „Annelid" genannten Kettenkolonie. Wenn sich aber der Mund und Schlundapparat an den Rumpfindividuen nicht regenerieren, warum sollte das bei dem sie bedienenden und durch sie ins Leben gerufenen unteren Schlundganglion der Fall sein?

Ich will ferner zugeben, daß auch für das völlige Unterbleiben der Regeneration des Mundes und des Schlundapparates an den Rumpfindividuen eine hinreichende Erklärung durch das Faktum des Zusammenbleibens der Individuen der Kettenkolonie gegeben ist. Der vom Leit- und Ernährungsindividuum (Kopfsegment) aus durch die ganze Kette hindurchgehende Darm, der jedem Rumpfindividuum eine besondere Mundöffnung erspart, läßt das schließliche Ausbleiben der Bildung eines Mundes und Schlundapparates vielleicht erklärlich erscheinen.

Ich gebe ferner zu, daß das vorübergehende Auftreten von Wimperkränzen an den Rumpfsegmenten polytrocher Annelidenlarven und das dauernde an einfach organisierten Anneliden, wie Protodrilus, vom Standpunkte der Kormentheorie aus als eine Wiederholung eines der beiden Wimperkränze der „Grund-

form" aufgefaßt werden darf, obschon das meines Wissens noch nicht geschehen ist.

Allein eines kann ich mit dem besten Willen nicht zugeben, das nämlich, daß es erklärlich sei, daß an den Rumpfindividuen die Reproduktion eines Gehirnganglions vollständig unterbleibt. Wie, das untere Schlundganglion, das bei den Verwandten der Stammform, den Rotatorien (die Homologie mit dem der Articulaten vorausgesetzt) nur ganz vereinzelt auftritt und eine neue Erscheinung zu sein scheint, wiederholt sich mit solcher Regelmäßigkeit an jedem Rumpfindividuum als Bauchganglion, von dem uralten Gehirnganglion aber, das von den Anhängern der Trochophoratheorie bis in das Zeitalter der Cölenteraten zurückdatiert wird, sollte nicht mehr die geringste Spur an den Rumpfindividuen reproduziert werden?! Es ist mir besonders auch angesichts der Vielseitigkeit dieses aus so komplexen Anlagen hervorgehenden Nervenzentrums unmöglich, eine solche Annahme für irgendwie plausibel zu halten.

Wenn ich bei den vorstehenden Ausführungen vom Kopfsegment im älteren Sinne, hauptsächlich im Sinne HATSCHEKS, gesprochen habe, so soll damit nicht gesagt sein, daß ich die moderne Einteilung des Annelidenkörpers in die 3 Regionen des Prostomiums, des Somas und des Pygidiums, wie sie hauptsächlich von RACOVITZA, E. MEYER und HUGO EISIG begründet worden ist, nicht für richtiger halte. Aber ich wollte mich für eine Weile auf den Standpunkt der Kormentheoretiker stellen, die mit einem Prostomium ohne zugehöriges Metastomium im Sinne HATSCHEKS nichts anfangen können, denen es sogar große Verlegenheiten bereiten würde, da sie genötigt wären, diesen eng umgrenzten präoralen Körperabschnitt, ebenso wie das Metastomium und die typischen Rumpfsegmente, ebenfalls auf die gemeinsame Trochozoenstammform zurückzuführen.

Einige Schwierigkeiten, doch möchte ich diese nicht zu hoch anschlagen, bereitet der Kormentheorie der Umstand, daß bei den nächsten lebenden Verwandten des Trochozoon, den Rotatorien, die Nierenöffnungen mit der Geschlechtsöffnung und der Afteröffnung zu einer Kloake kombiniert sind und daß die (mit einem Cölomsack verglichene) Gonade fast immer unpaar ist. Die Gonade ist gelegentlich auch paarig, und bezüglich der Kloake müßte man annehmen, daß eine solche beim Trochozoon

im Gegensatz zu den Rotatorien nicht existierte, daß vielmehr die paarigen Geschlechtsleiter und Nephridien vor der Afteröffnung gesondert nach außen mündeten und bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung die Teilungsebene quer durch den Körper in der Region zwischen dem After hinten und den davor gelagerten Nieren- und Geschlechtsöffnungen hindurchging. Dabei mußte das hintere Teilstück das Material für die Regeneration neuer Gonaden und neuer Nephridien in sich enthalten.

Adam Sedgwicks Theorie.

Im Jahre 1881 veröffentlichte ich selbst in meiner Gundaarbeit eine Theorie über den Ursprung der Anneliden und die Entstehung der Metamerie. Diese Theorie, auf die ich später zurückkomme, war hauptsächlich beeinflußt:

1) durch den Nachweis eines exquisit segmentierten Zustandes bei einem Vertreter der tricladen Turbellarien (Gunda segmentata),

2) durch die Cölomtheorien der Engländer, besonders aber durch die von O. und R. Hertwig,

3) dadurch, daß ich infolge meiner Polycladenuntersuchungen bezüglich der Phylogenie dieser Abteilung zu der Ansicht gekommen war, daß die Polycladen von ctenophorenähnlichen Cölenteraten abstammen.

Im Jahre 1884 veröffentlichte sodann Adam Sedgwick seine bekannte Schrift „On the origin of metameric segmentation“. Sie war stark beeinflußt durch die Hertwigschen Cölenteratenuntersuchungen, durch Hatscheks Abhandlung über die Amphioxusentwickelung und Balfours Mitteilungen über den Embryo von Peripatus.

In zwei Hauptpunkten stimmte Sedgwicks Hypothese mit meiner eigenen überein, nämlich erstens in der Ableitung des Cöloms der höheren Tiere von Darmaussackungen niederer und zweitens in der Ableitung der Metamerie der Articulaten von der Cyklomerie[1]) — der radiären Anordnung der Organe — der Cölenteraten. Sedgwick ging aber direkt von anthozoenähnlichen Cölenteraten aus, während ich die Anne-

1) Diese Bezeichnung hat mir Herr Dr. Hescheler vorgeschlagen.

lidenorganisation durch die der Turbellarien hindurch von derjenigen ctenophorenähnlicher Cölenteraten abzuleiten versuchte.

Folgendes sind die Grundzüge der SEDGWICKschen Theorie, die übrigens die dreischichtigen Tiere nicht direkt von Cölenteraten ableitet, sondern beide von gemeinsamen, cölenteraten-, speziell korallenähnlichen Vorfahren.

1) Mund und After der höheren Tiere werden von der schlitzförmigen Mundöffnung der Stammform, ähnlich dem schlitzförmigen Korallenmund, an dem der eine Mundwinkel Eingangs- der andere Ausgangsöffnung ist, abgeleitet. SEDGWICK stützt sich dabei auf die Beobachtung, daß bei Peripatus, einer sehr primitiven Articulatenform, der Blastoporus der Gastrula sich schlitzförmig verlängert und sich dann in eine vordere und hintere Oeffnung teilt, wobei die vordere zur Mund-, die hintere zur Afteröffnung wird.

2) Das Nervensystem war ursprünglich ein besonders auf der oralen Körperseite (Mundscheibe der Korallen, Bauchseite der Würmer, Arthropoden und Mollusken) stark entwickelter, epithelialer Ganglienzellenplexus. Dieser kondensierte sich zu einem den schlitzförmigen Mund umziehenden, gestreckten Nervenring (ähnlich dem Ringnerven der Medusen). Nach Trennung von Mund und After durch Verwachsen der beiden Mundlippen in der Mitte des schlitzförmigen Mundes konnten die seitlichen Teile des gestreckten Nervenringes sich einander nähern und die beiden ventralen Längsstränge bilden, die miteinander durch Kommissuren an der Stelle der verschlossenen Mundregion in Verbindung treten konnten. Der vor dem definitiven Munde gelagerte Teil des Nervenringes wurde zum Gehirn.

3) Der Körper streckte sich in der Richtung des ursprünglichen Mundschlitzes in die Länge.

4) Die Darmausstülpungen der Stammform schnürten sich ab und wurden zu den Mesodermblasen (Cölomsäcken): Enterocöltheorie. Bei der Verlängerung des Körpers ging ihre radiäre Anordnung in die metamere über.

5) Die segmentalen Anhänge der Articulata, Ausstülpungen der Körperwand, in welche sich das Cölom der betreffenden Segmente hineinerstreckt, erinnern an die Tentakeln der Medusen und Korallen, in welche sich die Radiärkanäle oder Darmtaschen hineinerstrecken.

6) Die Nephridien, der Hauptsache nach Poren, welche aus der Leibeshöhle nach außen führen, erinnern an die Poren, welche bei Medusen vom Ringkanal, bei Korallen von den Gastraltaschen

nach außen führen. Die Verhältnisse der Wirbeltiere, wo die segmentalen Nierenkanälchen nicht nach außen münden, sondern jederseits in einen Längskanal, können so aufgefaßt werden, daß der Längskanal dem Ringkanal der Medusen und den Kommunikationsöffnungen zwischen den Gastraltaschen der Korallen entspricht.

Zu Gunsten der SEDGWICKschen Hypothese könnte noch angeführt werden a) der Ursprung der Geschlechtsprodukte aus dem Entoderm der Gastraltaschen (= Endothel des Enterocöls) und b) die Bildung von Muskulatur aus dem entodermalen Darmepithel.

7) Die Ausbildung einfach organisierter, freischwimmender Larven (Trochophoralarve etc.) hält SEDGWICK für cenogenetisch.

Die kurz skizzierte SEDGWICKsche Hypothese vom Ursprung der Metamerie hat, namentlich im englischen Sprachgebiet, wo sie jetzt noch zu dominieren scheint, viel Anklang gefunden. Sie besticht besonders durch die einfachen Mittel, durch welche sie die Erklärung herbeizuführen sucht. Auf dem Kontinent ist sie, wie es scheint, wenig beachtet worden. Ich meinerseits glaube nicht, daß sie sich in der vorliegenden Form aufrecht erhalten läßt.

Folgendes sind, wie mir scheint, schwerwiegende Bedenken, die ihrer Annahme im Wege stehen:

1) Die Entstehung von Mund und After aus einem schlitzförmigen Blastoporus kann unmöglich als typisch gelten, nicht einmal für irgend eine kleine Abteilung der Metazoen.

2) Das ontogenetische Tatsachenmaterial ist, wenigsten zur Zeit, der Auffassung durchaus ungünstig, daß die Leibeshöhle der Articulata und Mollusca ein Enterocöl, d. h. auf Urdarmdivertikel zurückzuführen sei.

3) Bei den Korallen sind stets auch unpaare Tentakel und entsprechende unpaare Gastraltaschen in der Richtung der Symmetrieebene selbst vorhanden.

4) War schon zur Zeit der Publikation der SEDGWICKschen Abhandlung die Idee sehr gewagt, die Nephridien der Anneliden etc. auf äußere Oeffnungen von Darmtaschen oder Darmästen zurückzuführen, so ist diese Idee durch die seitherigen Untersuchungen über das Nephridialsystem gänzlich unhaltbar geworden.

Fruchtbar erscheint mir nach wie vor der Grundgedanke der Ableitung der Metamerie von der Cyklomerie, und ich kann in dem Umstande, daß die Vermehrung der Cyklomeren bei den Cölenteraten fast immer in anderer Weise erfolgt (nämlich durch Interkalation) als die Vermehrung der Metameren, durchaus keine nennenswerte Schwierigkeit erblicken. Doch hierüber später.

KLEINENBERGS Medusentheorie,

nach welcher die Larve des Annelides überhaupt kein Annelid, sondern eine Meduse ist, sich überhaupt gar nicht entwickelt, sondern (Theorie der Substitution) durch die völlig verschiedene, neue Organisation des Ringelwurmes abgelöst wird, so daß von der Meduse sich schließlich nur noch das Entoderm des Archenteron erhält, ist zu bekannt, als daß wir hier ihren Inhalt ausführlicher wiederzugeben brauchten. Ich habe diese „geistreiche" Theorie des ebenso scharfsinnigen wie boshaften Verfassers, die meinen Ansichten direkt entgegengesetzt ist, immer für die unwahrscheinlichste und künstlichste von allen gehalten, trotz des „Sturmes" von Bewunderung, den sie bei den zahlreichen Verehrern des Begründers der Neuromuskellehre erregt hat. Die eingehende und gründliche Kritik, die KLEINENBERGS Schrift in jüngster Zeit von kompetentester Seite (EISIG, 1898, MEYER, 1901) erfahren hat, enthebt mich der Aufgabe, im einzelnen Stellung zu ihr zu nehmen. Doch darf ich wohl sagen, daß der Vergleich der Annelidenlarve mit einer Meduse mir viel gewagter und bedenklicher erscheint, als irgend einer jener Vergleiche, die KLEINENBERG mit seinem ätzenden Spotte geißelt. Der Vergleich des Scheitelfeldes der Trochophora, das KLEINENBERGS Untersuchungen selbst mit einer Masse verschiedener Anlagen bevölkert haben, mit der öden Exumbrella des Medusenkörpers kommt mir ungefähr so zutreffend vor, wie wenn man das Seinedépartement mit der Wüste Gobi vergleichen wollte. Es wäre ferner doch ebenso plausibel gewesen, den die Meduse ablösenden Wurmkörper, der bei der Larve von Polygordius aus der Mitte der (konvexen) Subumbrella herunterhängt, mit dem aus der Mitte der Medusensubumbrella herunterhängenden Magenstiel zu vergleichen. Auch ist es offenbar ziemlich gleichgültig, daß der Ringnerv der Trochophora-Meduse zum Prototroch und seinem Muskel gehört, während der Ringnerv der Hydro-Meduse zum Velarmuskel und zu den marginalen Sinnesorganen in Beziehung steht. Nur mit Schaudern denke ich aber an das Schicksal, das einem anderen Forscher als KLEINENBERG widerfahren wäre, wenn er, wie KLEINENBERG dies tat, behauptet hätte, die Geschlechtsorgane entstehen zu einer Zeit, wo die Larvencharaktere bis auf geringe Reste geschwunden sind, aus dem Ektoderm, oder wenn er behauptet hätte, der Hautmuskelschlauch gehe mit dem Bauchmark aus einer gemeinsamen Neuromuskelanlage hervor.

Auf eine Diskussion der Frage nach der phylogenetischen Entstehung der Metamerie läßt sich KLEINENBERG gar nicht ein.

EDUARD MEYERs ältere Ansichten.

Im Jahre 1890 veröffentlichte EDUARD MEYER seine kleine, aber bedeutungsvolle Abhandlung über „die Abstammung der Anneliden, den Ursprung der Metamerie und die Bedeutung des Mesoderms". — Sehr viele der in dieser Schrift niedergelegten Ideen haben sich seither als lebenskräftig und fruchtbar erwiesen. Es wird im späteren Verlaufe der Darstellung noch sehr oft von ihnen die Rede sein.

Bezüglich der Entstehung der Metamerie äußerte EDUARD MEYER damals Ansichten, die von den meinigen sehr stark abwichen. Ich will sie kurz reproduzieren, obschon sie inzwischen von ihrem Urheber aufgegeben worden sind, und zwar zu Gunsten von Ideen, die mit den meinigen im wesentlichen übereinstimmen.

Nach EDUARD MEYERS älterer Ansicht waren die Vorfahren der Ringelwürmer „kräftige, räuberische Turbellarien, welche, pelagisch lebend, seinerzeit die Meere beherrschten". Stammesgenossen dieser Annelidenvorfahren sind die heutigen Planarien die zu der kriechenden Lebensweise übergingen und „dadurch allmählich eine platte, breitere Leibesform mit unregelmäßigerer Anordnung der innneren Organe erhielten". Sie selbst aber zeichneten sich durch Gewandtheit im Schwimmen und Angreifen ihrer Beute aus, denn nur solche Eigenschaften konnten nach MEYERS Ansicht eine Vervollkommnung der Organisation herbeiführen. „Ihr Körper war langgestreckt, mehr rund im Querschnitt" und, ähnlich den Nemertinen, sehr geschmeidig. Die Entstehung des metameren Zustandes an einem solchen Körper erklärte sich E. MEYER in folgender Weise:

„Im Körperparenchym, welches von kräftigen Muskelsystemen teils umgeben, teils durchsetzt war, befanden sich die Geschlechtsdrüsen, die ursprünglich im Jugendzustande als ein einziges Paar kompakter Zellstränge, in der Reife aber langer, hohler Schläuche erschienen und am hinteren Körperende mit einem Paar einfacher Hautporen nach außen mündeten. Es ist begreiflich, daß diese von Eiern oder Sperma strotzenden Organe zu gewissen Zeiten die Gelenkigkeit des ganzen Körpers sehr beeinträchtigen mußten; sie werden nun aber infolge eben dieser durch übermäßige Anfüllung mit Geschlechtsprodukten bedingten Starrheit den stets wieder-

holten Anstrengungen der Tiere, ihre gewöhnliche Beweglichkeit wiederzuerlangen, schließlich unterlegen sein und sich in kleinere Drüsen zerklüftet haben. Somit würden es also die schlängelnden Schwimmbewegungen der turbellarienartigen Vorfahren der Anneliden gewesen sein — denn nur so können wir uns die schnelle Ortsveränderung eines langen Wurmkörpers im Wasser denken —, welche den Zerfall der beiden ursprünglich einheitlichen, langgestreckten Genitalschläuche in zwei Reihen gleichgroßer Folgestücke verursacht haben. Bei diesem Vorgange mögen nun höchst wahrscheinlich auch noch gewisse, speziell jener Bewegungsart gewidmete Muskelpartien des transversalen und dorsoventralen Systems aktiven Anteil genommen haben, indem sie durch ihre Kontraktionen die noch ungeteilten Genitaldrüsen fortwährend einschnürten. Die so entstandenen, hintereinander folgenden Geschlechtsdrüsen, die sich behufs Erhaltung des Gleichgewichts symmetrisch zu beiden Seiten des Darmkanals anordneten, gaben nun weiter innere, metamere Zentren ab, um welche sich die übrigen, bis dahin diffus in und am Körper verteilten Organe ebenfalls metamer gruppierten. Den letzteren Prozeß denke ich mir in der Weise, daß bei allmählicher Zunahme der Haut an Stärke und Festigkeit, vielleicht gerade durch Ausscheidung einer nur wenig elastischen Cuticula, auch wieder infolge der schlängelnden Schwimmbewegungen an der Oberfläche sich Ringfurchen mit dünneren Integumentpartien bildeten; ihnen war nun von den Geschlechtsfollikeln, welche sich während der Reife ausdehnten und daher den Körper in gleichmäßigen Intervallen auftrieben, von vornherein ein ganz bestimmter Platz, nämlich zwischen zwei sukzessiven Geschlechtsdrüsenpaaren angewiesen. In den derart abgegrenzten, segmentalen Leibesbezirken gelangte dann je ein gewissermaßen zentral gelegenes Paar der übrigen Organe zu stärkerer Ausbildung und machte dadurch alle weiteren Homologa in seinem Segmente überflüssig, welche nach und nach der gänzlichen Rückbildung anheimfielen. Dieses war meiner Meinung nach der Ursprung der Metamerie."

Es folgt dann eine lichtvolle Skizze der Gonocöltheorie.

Ich habe mich, offen gestanden, für den die Phylogenie der Metamerie betreffenden Abschnitt der gedankenreichen Meyerschen Abhandlung nie erwärmen können. Sie schien mir in einigen Teilen — mein Freund wird mir den Ausdruck verzeihen — gar zu phantastisch, besonders in jenem Teil, welcher von den Ursachen des metameren Zerfalles der beiden Genitalschläuche handelt. Ich habe nie verstehen können, weshalb Meyer durch die Annahme des ursprünglichen Vorhandenseins von nur zwei, aber dafür langgestreckten Genitalschläuchen mit nur zwei hinteren

Mündungen eine Schwierigkeit selbst schuf, die er nachher durch einen gewagten Erklärungsversuch wieder zu beseitigen genötigt war. Warum nahm Meyer nicht an, daß bei den turbellarienähnlichen Stammformen die Gonaden schon in der Vielzahl und in metamerer oder ähnlicher Anordnung vorhanden waren, wenn doch die vergleichende Anatomie der Turbellarien und Nemertinen zeigt, daß dort eine ähnliche Anordnung, sogar mit Wiederholung der Geschlechtsleiter und ihrer Mündungen, vielfach vorkommt. Zu meiner Genugtuung hat denn nun auch Meyer in seiner neuen, großen, ontogenetischen Arbeit diesen Teil seiner ursprünglichen Theorie zu gunsten der von mir schon längst ausgesprochenen Ansicht aufgegeben, daß die „regelmäßige, bilateralsymmetrische Verteilung vieler kleinerer, einst diffus und vollkommen selbständig aufgetretener Gonaden“ der Ausgangspunkt der metameren Anordnung sei. Zu dieser Ansicht ist Meyer ganz unabhängig von meinem vergleichend-anatomischen Standpunkt, auf Grund embryologischer Spekulationen, gelangt.

Schon vor der Veröffentlichung der Meyerschen Abhandlung waren Korschelt und Heider (1890) in ihrem vortrefflichen Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte zu der Erwägung einer der älteren Meyerschen ganz analogen Ansicht über die Entstehung der Metamerie gelangt. Nach einer kurzen, aber sehr beachtenswerten Kritik der Kormentheorie und nach Erwähnung der Idee vom absatzweisen terminalen Wachstum sagen sie:

„Aber es läßt sich auch — und, wie uns scheint, mit ebensoviel Berechtigung — eine andere Ansicht verteidigen, welche von der Annahme ausgeht, daß durch terminales Längenwachstum zunächst eine ungegliederte, langgestreckte Stammform erreicht wurde, worauf der Gesamtkörper durch eine Umordnung der einzelnen Organe gleichzeitig in eine größere Anzahl von Segmenten zerfällt wurde. Diese Annahme stützt sich auf den Gedanken, daß bei der seitlich schlängelnden Bewegung des Körpers und bei der durch die zunehmende Differenzierung bedingten Starrheit der Gewebe die Ausbildung alternierender Regionen größerer und geringerer Beweglichkeit von beträchtlichem Vorteil für das Individuum war und eine weitere Längenausdehnung des Körpers ermöglichte. Es würde dann die erste Ursache für das Auftreten der metameren Gliederung in der Bewegungsweise und in mechanischen Verhältnissen zu suchen sein. Allerdings wird“, so fügen die Autoren hinzu, „diese letztere Annahme durch die Entwickelungsgeschichte in keiner Weise gestützt.“

Wie schon oben (p. 24) konstatiert wurde, hat E. Meyer in seiner Abhandlung vom Jahre 1890 auch gegen die Kormentheorie Stellung genommen und unter anderem gesagt, daß man, wenn man sich die Vorfahren der Anneliden als trochophora- oder medusenähnliche Geschöpfe vorstelle (Hatschek, Kleinenberg), immer „wieder zur Knospenbildung, Strobilation oder Umschreibungen, wie: absatzweise fortschreitender Wachstums- und Differenzierungsprozeß, seine Zuflucht nehmen müßte“, um die Metamerie zu erklären.

Hierzu bemerkt Eisig (1898), daß doch gar kein Grund dafür vorhanden sei, warum die von Eduard Meyer für den Ursprung der Metamerie geltend gemachten Vorgänge (lokomotorische Gliederung) sich nicht ebensogut an einem rotatorienähnlichen wie an einem turbellarienähnlichen Wesen abspielen konnten. Diese Eisigsche Bemerkung enthält eine gewiß durchaus berechtigte Berichtigung. Enthält sie auch eine Zustimmung zu der Meyerschen Theorie der lokomotorischen Gliederung, auf das langgestreckte Trochozoon anstatt auf das langgestreckte Turbellar angewendet? Es läßt sich dies aus dem vorliegenden Wortlaut nicht mit Sicherheit entnehmen.

Was die erklärende Kraft des Versuches der „Ableitung der Metamerie von der lokomotorischen Segmentation“, unter welchem Titel Hatschek (Lehrbuch, p. 406) die zur Diskussion stehende Theorie behandelt, anbetrifft, so befinde ich mich mit diesem Forscher durchaus in Uebereinstimmung. Gerade bei den Rotatorien ist eine lokomotorische Gliederung schon vorhanden, aber eine rein äußerliche geblieben und zeigt nicht den mindesten Einfluß auf die innere Organisation z. B. der Gonaden und des Nephridialsystems. Ich verweise ferner auf die motorische (nur zum Teil lokomotorische) Gliederung, die an den radialen Armen der Pelmatozoen, Asteroiden und Ophiuriden auftritt und die auch keine durchgreifende innere Metamerie nach sich gezogen hat. Wenn man diese und andere Fälle, vor allem auch die so überaus charakteristische Erscheinung der Gliederung der Arthropodenextremitäten, untersucht und über ihre genetischen Ursachen nachdenkt, so kommt man vielleicht mit mir zu dem Schlusse, daß ein Kausalnexus besteht zwischen dem Vorhandensein von Skelettmaterial resp. dem Auftreten eines Skelettes (subkutanes Skelett der Echinodermen, chitiniges Kutikularskelett der Rotatorien und der Arthropodenextremitäten, Schale von Chiton, Skelett der Wirbeltierextremitäten) einerseits und der

motorischen Segmentierung andererseits. Es scheint in der Tat das Vorhandensein von Skelettmaterial oder die Ausbildung eines Skelettes unter gewissen Verhältnissen dem Auftreten einer sich auch auf das Neuromuskelsystem und sodann auch auf andere Organsysteme erstreckenden Gliederung sehr günstig zu sein und dieselbe zu fördern, sofern die Anfänge oder doch die Bedingungen dazu schon vorhanden sind.

Da nun im allgemeinen in der Tat die Anneliden im Gegensatz zu den zarthäutigen und bewimperten, turbellarienähnlichen Formen mit beginnender Metamerie, von denen ich sie ableite, eine Haut besitzen, die eine ansehnliche Cuticula, ein beginnendes Exoskelett, absondert, so hat die Annahme, daß mit der Ausbildung dieses zarten Exoskelettes auch eine lokomotorische, äußere Gliederung des Körpers einherging, ähnlich wie mit der stärkeren Kutikularisierung der Extremitäten der Arthropoden ihre Segmentierung, durchaus nichts Unwahrscheinliches. Wenn nun diese äußere Gliederung an einem innerlich schon nach Art der Nemertinen und von Gunda segmentata segmentierten Körper auftrat, so mußten beide Gliederungen zueinander in Beziehung treten: es mußten sich die Grenzen der äußeren Segmente doch wohl an den Grenzen zwischen den aufeinander folgenden Paaren von Gonadensäcken etablieren. So scheint mir die Kombination der beiden Erklärungsversuche: Ableitung der inneren Metamerie des Annulatenkörpers von der pseudometameren Polymerie der Platoden und Erklärung der äußeren Gliederung durch lokomotorische Segmentation, sehr aussichtsvoll zu sein und prächtig mit der ontogenetischen Tatsache zu stimmen, daß die innere Metamerie der äußeren vorauseilt.

Die Ableitung der Metamerie von dem terminalen Wachstum der Scoleciden

hat Hatschek eine Zeit lang befürwortet, bis er wieder zur Kormentheorie zurückkehrte. Die betreffenden „Bemerkungen zur Theorie der Segmentierung" finden sich in seiner Abhandlung „Ueber Entwickelungsgeschichte von Echiurus" (1880/81) und wiederum kurz zusammengefaßt im Lehrbuch der Zoologie (1888—1891). Hatschek argumentierte so: Bei manchen niederen Bilaterien ist das Wachstum des Rumpfes kein gleichmäßiges, sondern ein terminales.

„Während an seinem Vorderende die Differenzierungsprozesse beginnen, wird am Hinterende durch Wachstum neues Material zur Differenzierung geliefert. In diesem Vorgange, wie er z. B. bei den Nemertinen vorzuliegen scheint, möchte ich die Grundlage zur Metamerenbildung vermuten, so daß auch diese nicht unvermittelt und ohne Uebergang aufgetreten wäre. Wenn bei Bilaterien, denen ein terminales Wachstum und eine von vorne nach hinten fortschreitende Differenzierung des Rumpfes eigentümlich ist, die kontinuierlich fortschreitende Differenzierung sich in eine absatzweise fortschreitende verwandelt, so ist der Typus der metamerischen Tiere erreicht."

In seinem Lehrbuch bezeichnet Hatschek z. B. das Wachstum des Tentakelkranzes bei den Tentaculaten (Prosopygia) als einen analogen Vorgang.

Ich muß gestehen, daß ich mit dieser Hypothese nichts rechtes anzufangen vermag. Sie will mir fast nur als eine Tautologie erscheinen. Sie scheint mir in der Tat mehr eine Umschreibung des tatsächlichen ontogenetischen Geschehens als eine phylogenetische Erklärung zu sein. Uebrigens scheint mir die Darstellung der betreffenden Vorgänge als absatzweises Wachstum nicht ganz zutreffend, es handelt sich doch eher um ein kontinuierliches Wachstum unter Bildung sich wiederholender Körperteile. Ich kann mir wohl vorstellen, daß durch absatzweises Wachstum sukzessive Einschnürungen und Anschwellungen am Körper, Darm, an den Cölomsäcken, Nephridien u. s. w. entstehen können, nicht aber, daß sich vollständig gesonderte, metamere Organe mit eigenen Oeffnungen, wie z. B. die Cölomsäcke und Nephridien, bilden. — Im übrigen müßte für das Auftreten des absatzweisen Wachstums selbst wieder ein plausibler Grund gesucht werden.

In einem Punkte pflichte ich Hatschek voll und ganz bei, nämlich darin, daß das terminale Wachstum der Anneliden und das der Nemertinen ganz ähnliche Vorgänge sind.

Meine eigene Theorie der Ableitung der Metamerie (speziell der Hirudineen) von der Cyklomerie der Cölenteraten (speziell der Ctenophoren) durch Vermittelung der „Pseudometamerie" der Turbellarien (speziell von gundaähnlichen Tricladen), Korrektur und Ausbau derselben.

Ich habe meine Ansichten über die phylogenetische Entstehung der Metamerie der Articulaten zuerst im Jahre 1881 entwickelt und zwar der Hauptsache nach in meiner Abhandlung über den

„Bau von Gunda segmentata und die Verwandtschaft der Plathelminthen mit Cölenteraten und Hirudineen“ und, was speziell das Nervensystem betrifft, in meinen „Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie und Histologie des Nervensystems der Plathelminthen“.

Die genaue Untersuchung jener Turbellarienform, die ich Gunda segmentata nannte, hatte mich mit der auffallend metameren Anordnung der meisten Organe bei einem Vertreter der Platoden, speziell der von mir als Tricladen bezeichneten Ordnung der Turbellarien bekannt gemacht, also bei Organismen, die sonst als typisch unsegmentierte niedere Würmer galten. Zugleich wurde ich frappiert von der großen Aehnlichkeit in der Anatomie der Tricladen einerseits und der Hirudineen, speziell gewisser Rüsselegel, andererseits. Meine Polycladenuntersuchungen aber hatten mich zu der Ansicht geführt, daß unter allen Bilaterien die Platodenabteilung der „Polycladen“ den Cölenteraten, speziell den Ctenophoren, am nächsten stehe. Diese Ansicht, zu der gleichzeitig mit mir auch Selenka auf Grund ontogenetischer Untersuchungen gelangt war, der sich auch Chun nicht abgeneigt zeigte und die viele Anhänger gefunden hat, erhielt auch Nahrung durch die Entdeckung polycladenähnlicher Ctenophoren oder ctenophorenähnlicher Polycladen (das erstere ist wohl richtiger), Formen, die von ihren Entdeckern Kowalevsky und Korotneff mit den Namen Coeloplana und Ctenoplana belegt wurden.

Ich komme im Laufe der folgenden Erörterungen nicht mehr auf die Theorie der Ctenophorenverwandtschaft der Turbellarien zurück. Sie hat ihren Weg gemacht. Wenn sie auch in vielen Einzelheiten korrigiert und ergänzt werden muß, so scheint sie mir doch in den Hauptpunkten durch die seitherigen Untersuchungen an Wahrscheinlichkeit gewonnen zu haben. Den Fehler hatte sie jedenfalls, daß sie zu sehr ins Detail ging. Diesen Fehler hatte in noch viel größerem Maße meine „Gundatheorie“, wie ich meine im Jahre 1881 ausgesprochene Hypothese von der Abstammung der Anneliden und dem Ursprung der Metamerie kurz nennen will. Sie hielt sich zu eng und ängstlich an die Spezialfälle der Turbellarien- und Annelidenorganisation, die im Bau von Gunda und der Rüßelegel vorliegen. Diese Behandlungsweise eines phylogenetischen Problems hatte aber doch wenigstens das Gute, daß sie der kritischen Nachprüfung bestimmte, deutliche Anhalts- und Angriffspunkte lieferte, sich ihr

nicht durch nur allgemeine, vage, unbestimmte Andeutungen von Möglichkeiten entzog.

In einem Hauptpunkte war meine Gundatheorie gänzlich verfehlt. Dieser Punkt betrifft die Auffassung der Darmdivertikel der Cölenteraten, Platoden und Hirudineen als Homologa der echten Leibeshöhle der höheren Tiere.

Die Frage nach der morphologischen Bedeutung und der phylogenetischen Entstehung der verschiedenen Formen der Leibeshöhle und des Mesoderms war durch die Theorien der Engländer Huxley, Balfour und Lankester und auf dem Kontinent besonders durch die Cölomtheorie der Gebrüder Hertwig Ende der siebziger und am ersten Anfang der achtziger Jahre ganz in den Vordergrund des Interesses der Morphologen gerückt worden[1]). Die wissenschaftliche „Stimmung", aus der heraus ich selbst zu der Frage Stellung nahm, wird am besten durch folgende Stelle in meiner Gundaarbeit gekennzeichnet:

„Chun hat in seiner großen Monographie mit Nachdruck die alte Leuckartsche Auffassung verteidigt, der zufolge der cölenterische Apparat der Cölenteraten den Darmkanal + Leibeshöhle der höheren Tiere repräsentiert. Er begründet seine Ansicht ähnlich wie Agassiz und Mecznikov durch den Hinweis auf die Entstehung der Leibeshöhle bei Sagitta, den Brachiopoden und den Echinodermen. Ich bin einigermaßen verwundert, daß O. und R. Hertwig auf die Chunschen Ansichten nicht Rücksicht genommen haben. Wenn, wie die Verfasser der ‚Cölomtheorie' mit so großem Geschicke ausführen, das Cölom in der ganzen großen Abteilung der ‚Enterocölier' sich als Ausstülpungen des Urdarms anlegt, so muß doch jeder, der auf dem Boden der Deszendenztheorie steht, annehmen, daß es Tiere gegeben hat und vielleicht noch gibt, bei denen zeitlebens die Cölomdivertikel des Urdarms mit dem letzteren in offener Kommunikation gestanden haben. Es können sich doch nicht plötzlich einmal bei einer Tiergruppe Divertikel des Darmes gebildet haben speziell zu dem Zwecke, durch Abschnürung vom

---

1) Eine geschichtliche Darstellung der verschiedenen Stadien der Cölomfrage findet sich in Hertwigs Cölomtheorie (1881) und besonders in einem von Ray Lankester verfaßten, „The Enterocoela and Coelomocoela" überschriebenen Kapitel des von ihm herausgegebenen „Treatise on Zoology", Part II, 1900. In diesem Artikel hebt Lankester den Anteil seiner berühmten Landsleute Huxley und Balfour, besonders aber seinen eigenen, an den Schicksalen der Cölomtheorie gebührend hervor. Dabei verharrt Lankester auf dem sonst ziemlich allgemein aufgegebenen Standpunkt, daß die sekundäre Leibeshöhle überall ein Enterocöl sei.

Darme die allseitig geschlossene Leibeshöhle zu bilden. Aehnliche Gründe haben wohl auch HUXLEY bewogen, die Darmäste der Plathelminthen und Cölenteraten für die Homologa des ‚Enterocöls‘ höherer Tiere zu halten. Dieser Ansicht eine Reihe neuer Stützpunkte zu verschaffen, ist eine der Hauptaufgaben, die ich mir in vorliegendem Aufsatze gestellt habe.“

Die Hauptstützpunkte, die ich glaubte gefunden zu haben, waren folgende:

1) Der Ursprung der Geschlechtsprodukte aus dem Epithel der „Cölomdivertikel“ des Darmes. Gewisse Befunde bei Tricladen und Polycladen, wo ich zwischen dem Epithel von Darmästen und dem dicht anliegenden Keimlager von Gonaden keine Grenze zu erkennen vermochte, glaubte ich nicht anders deuten zu können, als durch Annahme des Ursprunges des letzteren aus dem ersteren. Dieser Befund hat sich bei den Tricladen als trügerisch erwiesen (siehe besonders JIJIMA 1884), und infolgedessen schienen und scheinen auch Zweifel an der Richtigkeit der Deutung des Beobachtungsbefundes bei Polycladen am Platze, obschon auch v. GRAFF 1893 „die Entstehung der Ovarien aus dem Darmepithel, wie sie von LANG für Tricladen und Polycladen beschrieben worden“, an seinen „Präparaten der *Planocera simrothi* bestätigen konnte“. Die Gonaden entstehen wohl überall bei den Platoden aus im Parenchym liegenden Zellen oder Zellgruppen. Was die Ctenophoren anbetrifft, so ist die Frage lange strittig gewesen, ob die Geschlechtsprodukte aus dem Darmepithel oder aus dem Ektoderm entstehen. Der neueste Autor, GARBE, konnte in seinen „*Untersuchungen über die Entstehung der Geschlechtsorgane bei den Ctenophoren*“ (1901) ihre Entstehung aus dem Entoderm der Meridionalgefäße „unzweifelhaft“ bestätigen. Bei den Hirudineen nehmen zweifellos die Gonaden aus dem Zellenmaterial der Mesodermsegmente ihren Ursprung.

2) Ich fand, daß bei *Gunda segmentata* eine große Anzahl der terminalen Wimperzellen des Exkretionssystems am und im Epithel der Darmäste liegen. Ich glaubte mich deshalb berechtigt, im Exkretionssystem dieser Form ein System von Kanälen zu erblicken, welche die Cölomdivertikel des Darmes mit der Außenseite in Verbindung setzen. Da ich damals das wirkliche Wassergefäßsystem der Polycladen noch nicht aufgefunden hatte, glaubte ich die Porenkanäle, welche die Darmdivertikel bei gewissen Polycladen, die Trichterkanäle bei den Ctenophoren, den Ringkanal

bei gewissen Medusen mit der Außenwelt in Kommunikation setzen, für jenen Exkretionskanälen von Gunda und den (vom Cölom nach außen führenden) Nephridien der Anneliden homologe Bildungen halten zu dürfen, ähnlich wie es später auch Sedgwick getan hat.

Kurz nach Veröffentlichung meiner Gundaarbeit konnte ich aber bei Polycladen die Existenz eines typischen Wassergefäßsystems — in Bestätigung einer kurzen Bemerkung von Max Schultze vom Jahre 1854 — nachweisen, und dadurch wurde den eben erwähnten Spekulationen der Boden unter den Füßen entzogen.

3) Eine weitere Stütze für die Annahme der Homologie der Darmdivertikel der Platoden und Hirudineen und der Enterocölblasen der Chätopoden, oder doch wenigstens eine Uebereinstimmung zwischen beiden konnte ich in ihrer streng segmentalen Anordnung erblicken.

4) Ueber das wirkliche Cölom der Hirudineen war man damals noch nicht im klaren. Es werden auch seitdem noch bis zur heutigen Stunde Untersuchungen über die Frage angestellt: Was ist bei den einzelnen Hirudineenabteilungen Cölom und was ist Blutgefäßsystem. Irreleitend war für mich ferner der parenchymatöse Habitus der Hirudineen, ferner das Vorhandensein in das „Parenchym“ eingebetteter, mit den Darmdivertikeln alternierender Gonaden, deren Gonodukte und Ausmündungsweise überdies so manche frappante Analogie zu Platodenverhältnissen darbietet.

Ich mußte aber doch bald zu der Einsicht gelangen, daß die Darmdivertikel der Hirudineen unmöglich den Cölomhöhlen der übrigen Anneliden entsprechen können, daß die Hirudineen vielmehr neben den Darmdivertikeln ein dem der Chätopoden durchaus homologes, wenn auch reduziertes und stark verändertes Cölom besitzen und daß sich bei ihnen die nämlichen Mesodermursegmente anlegen wie bei den Oligo- und Polychäten.

Ich habe denn auch bei der nächsten Gelegenheit, die sich mir darbot, in einem ausführlichen Referate über die Graffsche Rhabdocölidenmonographie im Biol. Centralblatt, Mai 1883, und in meiner Polycladenmonographie im Jahre 1884, meinen Irrtum bezüglich der Auffassung der Darmdivertikel der Platoden und Hirudineen als Homologa der Cölomhöhlen der Chätopoden offen und rückhaltlos zugegeben und den Satz ausgesprochen, daß die Platoden und Hirudineen ebensosehr und ebensowenig Enterocölier sind wie die (chätopoden) Anneliden.

Daß übrigens die Cölomdivertikeltheorie gewissermaßen in der Luft lag und ernstlich in Erwägung gezogen zu werden verdiente, beweist der Umstand, daß eine Reihe bedeutender Forscher sich zu ihr bekannten oder ihr eine große Wahrscheinlichkeit zuschrieben, zum Teil auch noch zu einer Zeit, wo ich sie selbst schon aufgegeben hatte. So schrieb HUBRECHT, der freilich selbst bald nachher zu einer anderen Ansicht kam, im Jahre 1883:

„It must here be noticed that LANG has only very lately emitted serious doubts concerning his own propositions. It remains to be seen whether future investigations will not tend to confirm his original suggestive hypothesis rather than these doubts."

SEDGWICK näherte sich bekanntlich in diesem Punkte meiner Ansicht, indem er 1884 die Cölomkammern der höheren Bilaterien auf die Gastraltaschen korallenähnlicher Cölenteraten zurückführte. CARLO EMERY pflichtete 1883 meiner Gundatheorie in einer gegen CATTANEOS Kormentheorie gerichteten Schrift, besonders auch was die Auffassung der Darmdivertikel der Platoden und Hirudineen anbetrifft, vollständig bei und sagte unter anderen:

„Ma non è egli più verosimile supporre, col LANG, che la Branchiobdella rappresenti una Sanguisuga, in cui le insaccature intestinali si sono separate dall' intestino propriamente detto, costituendo i segmenti del celoma? L' ontogenia della Branchiobdella è finora ignota; dallo studio di essa dobbiamo aspettarci di vedere rischiarato l' ultimo punto ancora oscuro della bellissima teoria di LANG."

Als EMERY das schrieb, hatte SALENSKY schon seine Mitteilungen über die Entwickelung von Branchiobdella im zweiten Bande des Biol. Centralblattes veröffentlicht, die auch wesentlich dazu beitrugen, daß ich mich von der Unrichtigkeit meiner Darmdivertikeltheorie überzeugte.

Auch HATSCHEK hat sich noch in seinem Lehrbuch der Zoologie (1888—1891) dem Grundgedanken der von LEUCKART, HUXLEY und den Gebrüdern HERTWIG begründeten und von mir speziell mit Bezug auf die Ctenophoren, Platoden und Hirudineen weiter ausgeführten Enterocöltheorie in einem gewissen Sinne angeschlossen. Auch er hält es für wahrscheinlich, daß die Ctenophoren der Stammform der Bilaterien nahestehen. Er leitet die Cölomsäcke und Nephridialkanäle der Bilaterien, die er den Sackgonaden der Platoden und Rotatorien für gleichwertig hält, von den Gastrokanälen der Ctenophoren ab. Er möchte daher den Mitteldarm aller Bilaterien morphologisch nur mit dem Centralmagen der Cölenteraten im allgemeinen oder speziell der

Ctenophoren vergleichen, nicht aber — so fährt er fort — mit dem gesamten Urdarmsystem oder cölenterischen Apparat, „wie LANG dies tut". HATSCHEK tut mir hier entschieden Unrecht, er schreibt mir hier eine Ansicht zu, die ich nie gehabt habe. Ich habe doch stets den cölenterischen Apparat (Centraldarm mit Divertikeln) der Cölenteraten, Turbellarien und Hirudineen mit dem Darm + Cölomsäcke der Cölomaten verglichen, speziell die Darmdivertikel mit den Cölomsäcken. Selbstverständlich blieb dann für den Vergleich mit dem Mitteldarm der Cölomaten auch nach meiner Ansicht nur der Centralmagen der Cölenteraten übrig.

Für den Augenblick erscheint es mir nun aber wirklich aussichtslos, die Cölomsäcke auf Urdarmdivertikel niederer Metazoen zurückzuführen. (Ganz selbstverständlich fallen die Darmäste der Hirudineen gänzlich außer Betracht.) Aber im Geheimen nähre auch ich noch die Hoffnung, daß sich einst eine solche Aussicht eröffnen wird.

Nachdem ich die Cölomdivertikeltheorie aufgegeben, blieb ich einige Zeit im ungewissen und unklaren, ob und wie dieselbe durch eine den bekannten embryologischen und vergleichend-anatomischen Tatsachen besser entsprechende ersetzt werden könne. Immerhin suchte ich in meiner Polycladenmonographie Beziehungen zwischen den 2 Polzellen des Mesoderms der Anneliden und Mollusken und den 4 radiär angeordneten Urmesodermzellen der Polycladen zu ermitteln. Bald aber begannen meine Gedanken sich immer mehr mit der jetzt unter dem Namen Gonocöltheorie zu so vielseitiger Anerkennung gelangten Auffassung zu beschäftigen, welche in den Cölomsäcken erweiterte Gonadensäcke der Acölomier erblickt. Diese Auffassung war mir in den Grundzügen schon aus häufigen Gesprächen mit E. MEYER Anfang der 80er Jahre bekannt geworden, noch ehe BERGH 1885 den alten HATSCHEKschen Gedanken schärfer ausgeführt hatte. Schon im Jahre 1888 betonte ich in meinem Lehrbuch der vergleichenden Anatomie ausdrücklich, daß man berechtigt sei, die Frage aufzustellen, „ob nicht diejenigen Organe niederer acölomer Würmer, aus deren Keimepithel sich die Geschlechtsprodukte bilden, d. h. die Ovarien und Hoden, den Kammern der Leibeshöhle (Cölom) höherer Würmer entsprechen, aus deren Endothelüberzug an lokalisierten Stellen die Geschlechtsprodukte hervorgehen. Seit 1890, in welchem Jahre E. MEYERS kleine Abhandlung über die

Abstammung der Anneliden erschien, habe ich die Grundzüge der Gonocöltheorie jährlich im wesentlichen in der vorliegenden Form vorgetragen, und im Jahre 1892 habe ich sie für die vergleichende Anatomie der Mollusken eingehend verwertet.

Ich setze also die Gonocöltheorie, die in den letzten Jahren immer mehr an Boden gewonnen hat, an die Stelle der Darmdivertikeltheorie. Das ist die Hauptänderung, und, wie ich glaube, eine sehr wesentliche Verbesserung an meiner Gundatheorie.

Eine zweite Aenderung gegenüber meinem damaligen Standpunkt ist dadurch gegeben, daß ich nicht mehr so ganz einseitig die spezielle Form Gunda segmentata und die Hirudineen hervorhebe, sondern überhaupt die Turbellarien und Nemertinen auf der einen Seite und die Anneliden auf der anderen. Die Nemertinen sind in der Tat durch die neueren Untersuchungen (besonders von Bürger) speziell über das Exkretionssystem den Turbellarien wieder näher gerückt worden. Doch möchte ich sie auch heute noch nicht direkt den Platoden einverleiben, denn sie würden die natürliche Umgrenzung dieser einheitlichen Abteilung stören. Nach wie vor bleibt aber Gunda segmentata das schönste Beispiel für das Auftreten eines metameren Zustandes innerhalb der Platoden, und nach wie vor leite ich die Metamerie der Anneliden von einer Metamerie ab, ähnlich derjenigen, die sich bei Turbellarien als ein besonderer Fall der Anordnung zahlreicher gleichartiger Organe, vielleicht aus der strahlenförmigen Anordnung derselben heraus, entwickelt hat.

Neben dieser Grundidee glaube ich auch diejenigen Hauptteile meiner Gundatheorie ohne wesentliche Aenderungen beibehalten zu können, die das Nephridialsystem und das Nervensystem betreffen, nämlich die so hart und leidenschaftlich angefochtene Ableitung der segmentalen Nephridien der Anneliden von einem Platodenwassergefäßsystem mit metameren Ausmündungen und die Ableitung des typischen Articulatennervensystems von dem Strickleiternervensystem der Platoden und Nemertinen. Diese Ableitung war auch im Jahre 1881 nicht ganz neu. Ich darf aber wohl sagen, daß vornehmlich meine Untersuchungen über das Nervensystem der Platoden und über das Nephridialsystem speziell der Tricladen zum erstenmal eine eingehendere Begründung derselben ermöglichten.

Ich darf nicht sagen, daß meine Gundatheorie gerade viel Anklang gefunden habe. Einen eifrigen Anhänger fand sie in-

dessen, wie schon angedeutet, in EMERY, der sie 1883 gegenüber der von CATTANEO vorgebrachten Argumentation zu gunsten der Kormentheorie lebhaft und geschickt verteidigte. In der neuesten Zeit jedoch scheint sich eine Wendung zu ihren Gunsten zu vollziehen, abgesehen natürlich von der durch die Gonocöllehre zu ersetzenden Cölomdivertikelhypothese. Ich finde z. B. bei GOODRICH vielfach Anklänge an die von mir vertretenen Ideen. Er hält die Planarien für „undoubtedly primitive in some respects" und sagt, indem er von den Gonaden von Gunda segmentata spricht: „If these follicles were larger, Gunda segmentata could be called a truly segmented animal." Gegenüber der Ansicht E. MEYERS, daß die Stammform der Anneliden ein einziges Paar langgestreckter Gonadenfollikel besaß, das durch Zerfall in aufeinander folgende Stücke in den metameren Zustand überging, wobei jedes Stück wieder einen neuen Leitungsweg nach außen erhalten mußte, vertritt er (1895) folgende an meine eigene anklingende Ansicht:

„It seems to me more probable that the metameric arrangement of the genital follicles is more directly due to that ‚tendency' to repetition by a sort of budding, which si seen in the case of the gonads, the penis and even the pharynx amongst the Planarians ....."

In seiner neuesten Arbeit (1901) entwirft GOODRICH folgende Skizze von der mutmaßlichen Stammform der Anneliden, die wohl als das Ergebnis seiner mehrjährigen, hochwichtigen Annelidenuntersuchungen zu betrachten ist.

„This primitive Annelid must have been itself derived from a form which, we may presume, to some extent approximated to the plan of structure now elaborated along the Nemertine and Platyhelminth lines of descent. In other words, it was probably derived from worms in which the muscles and parenchyma were well developed, but in which the coelom and internal segmentation were not so well differentiated, and which were provided with nephridia ending in flame-cells."

Nachdem ich meinerseits die Gundatheorie durch die Gonocöltheorie korrigiert und ergänzt habe, und nachdem E. MEYER in seiner neuesten großen Arbeit (1901) seine frühere Ansicht über die ursprüngliche Zweizahl der Gonaden- (= Cölom-)Säcke zu Gunsten der Annahme aufgegeben hat, daß die Vielzahl das Primäre sei und daß die Metamerie durch regelmäßige, bilateral-symmetrische Verteilung vieler kleinerer Gonaden entstand, scheint mir eine Uebereinstimmung zwischen ihm und mir in den wich-

tigsten Punkten, wenn nicht schon erreicht, doch in nahe Aussicht gestellt zu sein.

Ich verzichte darauf, die Ableitung der metameren Anneliden-organisation von derjenigen der Turbellarien neuerdings in extenso zu begründen, und beschränke mich auf die Diskussion einer Anzahl von Punkten, die das Darm-, Nephridial- und Nervensystem betreffen. Die Beziehungen des Gonadensystems zum Cölom werden in einem besonderen Hauptabschnitt besprochen.

1. Das Darmsystem der Platoden.

Dadurch, daß wir die Idee verlassen haben, daß die Darmdivertikel der Turbellarien morphologisch Cölomdivertikel des Urdarmes seien, haben wir ihnen doch nicht alle größere vergleichend-anatomische Bedeutung weggenommen. Es kommt dem ganzen Darmsystem der Platoden immer noch die gleiche Bedeutung zu, wie dem entsprechenden System der Cölenteraten, die Bedeutung eines Apparates, welcher nicht nur die Funktionen der Verdauung und wohl auch bis zu einem gewissen Grade die der Atmung, sondern auch die der Cirkulation besorgt. Das Darmsystem der mit einem verästelten Verdauungskanal ausgerüsteten Platoden (und es gibt bekanntlich solcher Formen recht viele, sogar unter den Rhabdocölen) verdient den Namen eines Gastrovaskularsystems so gut wie das der Cölenteraten, auch dann, wenn man, wie Haeckel, v. Graff u. a., die niederen Rhabdocölen für die Ausgangsformen des ganzen Stammes betrachtet, eine Ansicht, die ja der meinigen direkt entgegengesetzt ist. Die Darmäste der großen blattförmigen Platoden, die das Parenchym kanalisieren und welche die in ihm bis zum Körperrand zerstreuten Organe, besonders auch die Gonaden, mit Nahrung versorgen, ähnlich wie die Gastrokanäle der Medusen und Ctenophoren, die die Gallerte durchsetzen und deren Verlauf zu der Anordnung der zu ernährenden Organe (Gonaden, Velum, Sinnesorgane, Ruderplättchen etc.) sichtlich in Beziehung steht, sie spielen in beiden niederen Abteilungen der Metazoen die Rolle des noch fehlenden Blutgefäßsystems [1]) und der Leibeshöhle.

1) Interessant sind in dieser Beziehung die von mir beschriebenen Pulsationen der Gastrokanäle der Polycladen, in deren Dienst eine besondere, eigentümlich ausgebildete Ringmuskulatur steht.

Sie stellen das erste und einzige ernährende Hohlraumsystem der niederen Metazoen dar, das ich, um nicht den Namen Enterocöl[1]) zu gebrauchen, der durch die Cölomtheorien einen bestimmten Beigeschmack erhalten hat, **Gastrocöl** nennen will. Man kann sagen, daß unter der Herrschaft dieses primitiven Systems der Nahrungszufuhr zu den nahrungsbedürftigen Organen die tierische Organisation bei den **Platoden** den höchsten Grad der Komplikation erreicht hat.

Für die Entstehung der Metamerie war das Gastrokanalsystem insofern von Bedeutung, als an dem Uebergang des radialen zu dem bilateralsymmetrischen Bau und der schließlichen Anordnung der in der Vielzahl vorhandenen Organe (speziell der Gonaden) zu zwei seitlichen Längsreihen — Uebergang der Cyklomerie zur Metamerie — auch die Gastrokanäle beteiligt waren, indem sich zwischen je zwei aufeinander folgenden Gonaden ein ernährendes Darmdivertikel erhielt.

Nach der in der vorliegenden Schrift vertretenen Ansicht über das erste Auftreten des Blutgefäßsystems (des Hämocöls) im Tierreich, blieb, bei allmählicher Verkürzung und schließlichem vollständigen Schwunde der primären Cirkulationsorgane (der Divertikel des Gastrocöls) und gleichzeitiger Erweiterung der metameren Gonadenblasen zu Gonocölsäcken, an Stelle der verschwundenen primären Cirkulationsorgane zwischen dem auf den röhrenförmigen Mitteldarm reduzierten Gastrovaskularsystem und den Gonocölsäcken sowohl, als auch zwischen den aufeinander folgenden Gonocölsäcken ein mit aus dem Darm diffundierter ernährender Flüssigkeit erfülltes Lückensystem übrig, das Blutgefäßsystem in seiner einfachsten Form.

---

1) Lankester nennt neuerdings (1900) die Coelenterata (exclus. Porifera) „Enterocoela". Die Gebrüder Hertwig aber faßten in ihrer „Cölomtheorie" 1881 — unter Anwendung der von Huxley eingeführten Bezeichnung Enterocöl — unter dem Namen „Enterocölier" alle diejenigen Metazoen zusammen, die durch den Besitz einer nach ihrer Ansicht auf Ausstülpungen des Urdarmes zurückführbaren Leibeshöhle ausgezeichnet sind: die Cölhelminthen, Echinodermen, Arthropoden und Vertebraten.

2. Die Ableitung des Articulatennervensystems.

Ich habe im Jahre 1881 mit Nachdruck die von verschiedenen Seiten geäußerte Ansicht verteidigt, daß das Nervensystem der Articulaten von dem Strickleiternervensystem der Platoden abgeleitet werden könne. Meine eigenen Untersuchungen über das Nervensystem der Platoden, speziell die Tricladenuntersuchungen, hatten viel Tatsachenmaterial zur Unterstützung dieser Ansicht gebracht. Es war nun der Nachweis definitiv erbracht, daß die ventralen „Längsnerven“ der Platoden nicht bloße periphere Nerven sind, sondern nervöse Zentralorgane, da sie in ihrem ganzen Verlaufe mit Ganglienzellen ausgerüstet sind. Man wird sie deshalb am besten als Markstränge bezeichnen, eine Bezeichnung, die ich für die ähnlichen strangförmigen Nervenzentren der niederen Mollusken angewendet habe. Ferner mußte das spezielle Verhalten des Strickleiternervensystems bei Gunda, wo sich die Querkommissuren so überaus regelmäßig und in der gleichen Zahl, wie die übrigen Metameren, wiederholen, notwendigerweise starken Eindruck auf mich machen. Ich habe seit jener Zeit der erwähnten Ansicht stets das Wort geredet und halte auch heute noch in vollem Umfange an ihr fest.

Die Ableitung des Articulatennervensystems vom Strickleiternervensystem der Turbellarien setzt zwei Annahmen voraus, erstens die Ansammlung der Ganglienzellen an den Kreuzungspunkten (Knotenpunkten) zur Bildung distinkter Ganglien und zweitens das Auftreten des Schlundes vorn am Körper unmittelbar hinter dem Gehirn. Keine dieser Annahmen bietet irgendwelche Schwierigkeiten. Zur ersten Annahme einige wenige Bemerkungen. Schon bei Tricladen kommt es vor, daß an den Kreuzungsstellen mehr Ganglienzellen sich finden als in den dazwischen liegenden Strecken. Jijima, der sonst in seinen Aeußerungen sehr vorsichtig ist, nennt diese Stellen (1884) geradezu Ganglien: „Ich glaube mit vollem Recht die Punkte, an denen die Seitennerven und Kommissuren austreten, als Ganglien bezeichnen zu dürfen.“ Es scheint mir auch sehr angebracht und lehrreich, sich der Verhältnisse bei den Mollusken zu erinnern, wo die charakteristischen Ganglien des Körpers sich an ganz bestimmten Hauptkreuzungspunkten der Fasermassen des „Strickleiternervensystems“ der niederen Formen etablieren. (Man vergleiche besonders Lang, Lehrbuch, 1892, p. 710; 2. Auflage von Hescheler, 1900, p. 204; Plate, 1901, p. 553 und ff.) Und

dann muß doch darauf hingewiesen werden, daß es typische Articulaten mit Strickleiter-Bauchmark gibt. Man denke nur an Peripatus und die „Archianneliden", bei denen das Bauchmark ungegliedert ist und „die Form paariger Seitenstränge hat, deren Ganglienbelag in der ganzen Länge gleichmäßig verteilt ist".

Was den zweiten Punkt anbetrifft, die Lage des Mundes und Schlundes, so muß ich neuerdings betonen, daß die Annahme, der Schlund befinde sich, im Gegensatz zu den Tricladen, bei den unmittelbaren Stammformen der Anneliden schon am Vorderende des Körpers, unmittelbar unter und hinter dem Gehirn, keinerlei Schwierigkeit bietet. In der Klasse der Turbellarien, die sich durch eine geradezu staunenswerte Plastizität der Organisation auszeichnet, gibt es keine Körperstelle vom Vorderende bis nahe am Hinterende in der Medianlinie, wo sich nicht bei dieser oder jener Formengruppe der Schlund angesiedelt hätte. Er liegt auch bei einer ganzen Anzahl von Cotyleen unter den Polycladen ganz vorn an der Bauchseite, unmittelbar hinter oder sogar unter dem Gehirn (letztere Lage gilt für den Mund und vorderen Teil der Pharynxscheide von Oligocladus), so daß das Gehirn genau die gleichen Lagebeziehungen zu dem Schlunde bekommt, wie das obere Schlundganglion bei den Articulaten. Es liegt hier und bei den Trematoden keine die longitudinalen Markstränge verbindende Querkommissur vor dem Schlunde, es sei denn eine dem Gehirn assimilierte. Ich glaube auch, daß es gar nicht nötig ist, anzunehmen, wie ich das 1881 tat, daß sich bei den Stammformen der Anneliden der Schlund zwischen jenem vorderen und oberen und hinteren und unteren Teile des „Gehirn" genannten Kommissurensystems motorischer und sensibler Nerven etablierte, die ich bei Gunda als sensorielle und motorische Gehirnkommissur bezeichnete. Ohne den Versuch machen zu wollen, spezielle Homologien aufzustellen, darf ich doch daran erinnern, daß zweifellos auch motorische Fasern führende Nervenkommissuren dem Prostomium aller Annelidenlarven zukommen. Andererseits enthalten wohl sicher auch die longitudinalen Markstränge der Platoden und die motorische Hirnkommissur von Gunda sensible Nervenfasern.

Die vergleichenden Anatomen scheinen, soweit sie sich hierüber überhaupt geäußert haben, fast durchgängig der Ableitung des Articulatennervensystems von dem Strickleiternervensystem der Platoden zuzustimmen. Dagegen sind die meisten Embryologen — mit Ausnahme von Hatschek und Eduard Meyer —

anderer Ansicht. HATSCHEK hält den ganzen Schlundring für einen von jeher zusammenhängenden Nervenapparat, und vergleicht die Schlundkommissuren, aber nur diese, mit den Seitennerven der Rotatorien und Turbellarien. Er nimmt an, daß das Trochozoon zwei seitliche Längsnerven besaß, die vom Scheitelganglion bis nahe zur Analregion reichten und die eben der Annelidenschlundkommissur entsprechen. Das Bauchmark rechnet er zu den sekundären Organen. Es entsteht dadurch, daß sich bei der Knospung des Metamerencormus die Schlundkommissuren nach hinten zu verlängern, hinter dem Schlunde zusammenrücken und miteinander durch Querkommissuren in Verbindung treten. Den Strickleiterkommissuren zwischen den „Seitennerven" der Turbellarien schenkt er in der Theorie keine Aufmerksamkeit.

EDUARD MEYER äußerte seine Meinung 1890 dahin, daß das definitive Nervensystem der Anneliden „unbedingt von dem bei Turbellarien bestehenden Verhalten ziemlich direkt abzuleiten" sei, wobei man annehmen müsse, „daß sich die Zusammensetzung der Hauptzentren aus kleineren, um gewisse Sinnesorgane entstandenen Ganglien, wie es die Ontogenie der Ringelwürmer zeigt, wsesentlich schon bei den parenchymatösen Vorfahren vollzogen hatte". Das ganze larvale System aber, mit Einschluß der Wimperringnerven und seiner Ganglien, hält er „für eine besondere Modifizierung eines noch älteren diffusen, subkutanen Nervenzellengeflechtes". In seinen neuesten Studien (1901) spricht sich E. MEYER über die Phylogenie des Articulatennervensystems nicht wieder aus. Vielleicht aber darf ich erwähnen, daß er in einer kürzlich an mich gerichteten brieflichen Mitteilung auf die Aehnlichkeit aufmerksam machte, die in der paarigen Anordnung mehrerer Längsnervenstämme und ihren wiederholten Querverbindungen zwischen der Trochophora und den Plattwürmern besteht.

Allein, wie gesagt, die meisten Embryologen sind der Annahme ungünstig gesinnt, daß das Nervensystem der Anneliden: Gehirn, Schlundkommissuren und Bauchganglienkette, aus dem Gehirn und den beiden durch Strickleiterkommissuren (bei Gunda metamer) verbundenen ventralen Marksträngen der Turbellarien hervorgegangen sei. SALENSKY, GOETTE, KLEINENBERG und andere, besonders aber neuerdings wieder EISIG betonen den Umstand, daß das Gehirnganglion und das untere Schlundganglion (das vorderste Ganglion des Bauchmarks) sich vollständig getrennt voneinander anlegen und erst durch Einanderentgegenwachsen von Nervenfasern, wodurch die Schlundkommissur hergestellt wird,

sekundär miteinander in Verbindung setzen, während bei den Platoden die Längsnervenstämme aus dem Gehirnganglion auswachsen. Die getrennte Anlage beider Systeme wird neuerdings auch von E. MEYER bestätigt. Die embryologischen Akten sind jedoch in dieser Frage noch lange nicht geschlossen, und es sind hauptsächlich neue Untersuchungen über die Ontogenie des Nervensystems der Turbellarien ein dringendes Bedürfnis. Allein es läßt sich jetzt schon sehr vieles, besonders auch viel Prinzipielles, gegen die Auffassung der genannten Embryologen einwenden. Schon HATSCHEK hat mit Recht auf das überaus Bedenkliche der Annahme des phylogenetischen Ursprungs getrennter Nervenzentra, die miteinander durch keinerlei Nervenleitungen in Verbindung sind, hingewiesen und die KLEINENBERGsche Erklärung dieser Schwierigkeit[1]), wiederum meiner Meinung nach mit vollem Recht, als eine gezwungene bezeichnet.

Nach meiner Ansicht entstand ursprünglich das ganze

1) KLEINENBERG (1886) wendet für die phylogenetische Erklärung der von ihm beschriebenen Entwickelungsweise des Nervensystems der Anneliden seine Lehre von der Substitution der Organe an. „Die Anfangsform geben medusenartige Cölenteraten mit einem ganglienhaltigen Ringnerven als Centralorgan her.“ Dann haben sich bei den direkteren Vorfahren der Anneliden „ein hervorragendes Sinnesorgan auf dem Scheitel der Umbrella und später ein oder mehrere Sinnesorgane, wahrscheinlich um den ursprünglichen Mund herum auf der Subumbrella gebildet“. Alle Sinnesorgane „standen aber in unmittelbarer Abhängigkeit vom zentralen Ringsystem“. Sodann gewannen die nervösen Bildungen der Umbrella und der Subumbrella immer mehr das Uebergewicht. Es entstanden schließlich „zwei bedeutende nervöse Organkomplexe, bereits mit starker zentraler Tätigkeit, die jedoch untereinander nur durch Vermittelung des alten Zentralorganes (d. h. der Ringnerven) kommunizieren konnten“. „Dann fehlte den Ganglienzellen des letzteren der Arbeitsstoff gänzlich, sie gingen zu Grunde und mit ihnen alle alten Leitungen, ausgenommen diejenigen, welche vom umbrellaren zum subumbrellaren Abschnitt des nun zu einem einheitlichen System verknüpften neuen Zentralorgans hinüberführten.“ „Da dieser phylogenetische Vorgang zum größten Teil in der Ontogenie der Anneliden erhalten ist, besitzen dieselben während ihres individuellen Lebens zwei durchaus verschiedenartige Nervensysteme, eins für die Larve, ein anderes für das Annelid. Das Zentralorgan der Larve ist dem der Medusen homolog, für das Zentralorgan des Annelids gibt es in der Cölenteratenorganisation keinen gleichartigen Bestandteil.“

Nach KLEINENBERG stehen die beiden Nervensysteme ontogenetisch zunächst gar nicht in Zusammenhang, dann etabliert sich

Ganglienzellenmaterial, sowohl das des Strickleiternervensystems der Annelidenvorfahren als das des Gehirns und Bauchmarks der primitiven Anneliden in situ aus dem Ektoderm, wie die Elemente des Cölenteratennervensystems. Diese Entstehungsweise erscheint bei den Platoden sehr stark modifiziert durch eine teloblastische Entwickelungsweise und durch die manifeste „traditionelle Tendenz“, wenn ich mich so ausdrücken darf, des Platodenkörpers, ektodermale Organe sehr frühzeitig in die Tiefe, in das Parenchym zu verlagern, eine Neigung, welche überhaupt für die Platoden, den Zoophyten gegenüber, außerordentlich charakteristisch ist und ja sogar bei den Trematoden und Cestoden so weit führt, daß das ganze Körperepithel selbst, d. h. alle seine einzelnen Elemente, in die Tiefe des Parenchyms verlagert sind und an der Oberfläche nur noch die Cuticula zurückbleibt (F. Blochmann 1896).

Am lehrreichsten scheint mir, verglichen mit der Lokalisierung der Anlage für das gesamte Nervensystem und das frühzeitige Sinken derselben in die Tiefe, die Entwickelungsgeschichte der Augen von Polycladen zu sein, die bekanntlich bei allen Vertretern dieser Abteilung in größerer Zahl vorkommen und wie bei allen Platoden ausnahmslos im Parenchym liegen. Ich faßte (1884) meine diesbezüglichen Untersuchungen folgendermaßen zusammen: „Die ersten 2—3 Augen entstehen im Ektoderm und wandern nachher in das Mesoderm. Alle übrigen Augen entstehen im Mesoderm, und zwar durch Teilung der zuerst auftretenden 2—3 Augen.“ Ich vermute, daß die Augen ursprünglich in situ aus dem Ektoderm entstanden[1]).

sehr frühzeitig folgende Verbindung. „Die Erregung, die in irgend einer Ganglienzelle der Umbrella entspringt, verläuft längs der Verbindungsfaser dieser Zelle zum Ringnerven des Prototrochs, tritt in diesen auf der ventralen Seite ein, durchzieht fast die Hälfte des Ringes bis zur dorsalen Mittellinie, springt auf die Verbindungsfaser einer der hier gelegenen Ganglienzellen über, durchsetzt den Körper dieser Zelle, verläßt ihn außerhalb des Ausläufers, der sich dem Rückennerven anschließt, zieht nach unten bis in eine der primären Ganglienzellen, durch deren Hauptfortsatz sie in die Neuralplatte (Anlage des Bauchmarks) hineingeleitet wird; hier angekommen, erlischt sie.“ Endlich bildet sich zwischen Hirn- und Bauchmark das neue Verbindungssystem der Schlundkommissuren aus, und das alte erlischt. Man sieht, es hängt die Verbindung zwischen Vergangenheit und Gegenwart ontogenetisch buchstäblich an einem Faden.

1) In einer soeben erschienenen Abhandlung macht sich Schulz (1902) einigermaßen über die Keimblättertheoretiker lustig, indem

Was die Entwickelung des Nervensystems anbetrifft, so muß ich doch etwas näher auf meine Untersuchungsresultate vom Jahre 1884 eingehen und bei der Gelegenheit gleich bemerken, daß niemand sehnlicher als ich eine erneute Untersuchung und Nachprüfung wünschen kann. Ich gelangte zu folgenden Resultaten:

„Der sensorielle und der motorische Teil des Gehirns haben wahrscheinlich getrennte ektodermale Anlagen. Der letztere entsteht in der Nähe des aboralen Poles unterhalb oder zu beiden Seiten des zukünftigen vorderen medianen Darmastes aus zwei seitlichen, in der Mittellinie unter dem Darmast verwachsenden Ektodermverdickungen. Der sensorielle Teil liegt ursprünglich isoliert am aboralen Pol über dem vorderen medianen Darmast und tritt erst sekundär zu beiden Seiten dieses letzteren mit dem ventralen motorischen Teil in Verbindung. Die Hauptnervenstämme bilden sich vom Gehirn aus."

Die letztere Aussage ist genauer dahin zu präzisieren, daß die ventralen Hauptstämme sich vom „motorischen" Abschnitt des Gehirnes aus bilden. Wir hätten also doch zwei gesonderte Anlagen für das Nervensystem, einmal eine Anlage für den sensoriellen Hirnabschnitt und dann eine Anlage für den motorischen Hirnabschnitt und die großen Nervenstämme.

Ich muß nun ausdrücklich eine irrtümliche Ausdrucksweise bei der Darstellung der Entstehung des Platodennervensystems, die sich auch bei mir findet, korrigieren. Es ist nicht richtig,

---

er sagt, es würde ihnen zur Beruhigung gereichen, wenn bewiesen werden könnte, daß die im Parenchym gelagerten Elemente, aus denen das Nervensystem sich regeneriert, urspünglich vom Ektoderm stammen. Aber ganz gewiß! Ebenso sehr wie es den Verteidiger der Spezifizität der Gewebe beruhigen wird, zu vernehmen, daß bei den Deciduaten nach der Geburt das neue Uterusepithel nicht aus der nach der Loslösung der Decidua zurückbleibenden Muskulatur oder dem Bindegewebe, sondern aus zurückgebliebenen Epithelresten der Uterusdrüsen regeneriert wird.

Wenn sich bei den Polycladen im Gegensatz zu den Süßwassertricladen das Nervensystem aus dem Epithel regeneriert, so muß darauf hingewiesen werden, daß bei den letzteren die Tendenz zur Verlagerung ursprünglich epithelialer Elemente in die Tiefe ausgesprochener ist als bei den ersteren; bei den Polycladen sind mit einer vereinzelten Ausnahme alle Stäbchenzelllen ausschließlich epithelial, während sie bei den Süßwassertricladen massenhaft auch im Parenchym liegen. Und sodann! Wenn sich bei den Trematoden und Cestoden das Nervensystem überhaupt aus Epithelzellen regeneriert, so kann es sich nur aus im Parenchym liegenden regeneriren, da gar keine anderen vorhanden sind.

zu sagen, daß die Hauptnervenstämme sich vom Gehirn aus bilden, sondern wir müssen uns korrekterweise folgendermaßen ausdrücken: Das Nervensystem der Platoden geht aus einer lokalisierten ektodermalen Anlage oder (Polycladen) aus zwei sich frühzeitig miteinander vereinigenden ektodermalen Anlagen hervor. Diese Anlagen differenzieren sich einerseits zum Gehirn, andererseits zu den Marksträngen. Zur Zeit, wo sich diese letzteren auszubilden beginnen, ist eben die Anlage des zentralen Nervensystems noch nicht Gehirn. Meiner Meinung nach müssen das Herauswachsen der Markstränge der Platoden aus der Anlage und die sukzessive Differenzierung des Zentralnervensystems (Gehirn und Bauchmark) der Anneliden auf dieselbe ontogenetische Grunderscheinung zurückgeführt werden, wobei die Entwickelungsweise der Anneliden insofern eine ursprünglichere ist, als die zentralen Elemente noch an Ort und Stelle aus dem Ektoderm ihren Ursprung nehmen [1]).

Für unsere Frage sind von lebhaftem Interesse die Angaben, die Bürger 1895 über die Entwickelung des Nervensystems der Nemertinen gemacht hat. Nach Bürger ist bei dieser Abteilung das Zentralnervensystem doppelten Ursprungs, indem, wovon er sich bei der Pilidiumlarve überzeugte, das Gehirn in den Kopf-, die Seitenstämme in den Rumpfscheiben sich anlegen. Bürger betont ausdrücklich die Uebereinstimmung mit den Anneliden die sich hierin kundgibt:

„Man wird demgemäß ganz allgemein von einer Homologie der dorsalen Ganglien mit dem Oberschlundganglion, der ventralen Ganglien nebst Seitenstämmen mit dem Unterschlundganglion nebst Bauchmark der Nemertinen und Anneliden reden dürfen. Dazu kommt,

---

1) In seiner Abhandlung über die Regeneration bei Turbellarien weist Schulz (1902) nach, daß bei den Polycladen bei der Regeneration der hinteren Körperhälfte die Markstränge sich vom Epithel her und nicht von den alten Marksträngen des vorderen Teilstückes aus regenerieren. Anderseits behauptet Morgan in einer Abhandlung in dem eben herausgegebenen neuen Heft des Archives für Entwickelungsmechanik (1902), daß in einem bestimmten Falle bei der Regeneration eines neuen Kopfes des Regenwurms (Allolobophora) das neue vom alten ausgebildete Bauchmark in dem neuen Kopfe, falls sich in demselben auch ein neuer Verdauungskanal regeneriert hat, neue Schlundkommissuren und ein neues Gehirn bildet!

daß die Seitenstämme, von denen man jeden einer Bauchmarkhälfte gleichsetzen müßte, bei gewissen Metanemertinen (Drepanophorus) ja ganz ersichtlich drauf und daran sind, sich miteinander in der Medianebene des Tierkörpers zu vereinigen [1])".

Mit Bürgers ontogenetischen Beobachtungen scheinen diejenigen im Einklang zu stehen, die Chas. B. Wilson (1900) über das Auftreten der Markstränge in der Regenerationspapille am Hinterende von Cerebratulus lacteus Verrill angestellt hat:

„The new nerve, therefore, is in no respect an outgrowth from the old one, but results from a new growth of cells which are entirely independent of the old nervous system,"

indem an bestimmten Stellen des ventralen Körperepithels Ektodermzellen sich in Neuroblasten umwandeln, welche die Markstränge liefern. Die beigegebenen Abbildungen kommen mir allerdings wenig beweisend vor.

Eine Argumentation gegen die Ansicht von der Homologie des Bauchmarkes der Anneliden und der Strickleiter-Markstränge der Platoden geht dahin, daß bei Platoden neben den ventralen Marksträngen ein dem unteren Schlundganglion der Anneliden zweifellos homologes Subösophagealganglion existiere, das mit dem Gehirn durch zwei Schlundkommissuren verbunden sei. Somit können die ventralen Längsstämme doch nicht den Schlundkommissuren und dem Bauchmark der Anneliden entsprechen, folgert man richtig. Eisig hat diese Argumentation in seiner schönen und wichtigen „Entwickelungsgeschichte der Capitelliden" 1898 aufgegriffen. Er erinnert sich des Sommerschen dritten oder unpaaren Ganglions, des unteren Schlundganglions von Distoma hepaticum (Sommer 1880), das ich selbst bei meiner eigenen Untersuchung der Form (1880) nicht aufgefunden hatte. Ich bestritt schon 1881 die Homologie dieses unteren Pharyngealganglions mit dem unteren Schlundganglion der

1) Von einer Homologie der Metamerie der Anneliden und Nemertinen kann nach Bürgers Ansicht keine Rede sein. Die Metamerie jener sei eine lokomotorische, mit der Erwerbung einer Cuticula zusammenhängende, die Metamerie dieser sei vielleicht durch die Aufeinanderfolge der Geschlechtssäcke bedingt und ähnlicher Natur wie bei Gunda segmentata, „deren ausgezeichnet metamerer Bau den der Nemertinen in verschiedener Hinsicht noch übertrifft". Ich hoffe, daß wir uns noch verständigen werden.

Anneliden. Wegen seines ganz isolierten Vorkommens in einer Abteilung parasitischer Platoden konnte ich ihm keine größere Bedeutung als die eines lokalen Ganglions beimessen, ähnlich den Ansammlungen von Ganglienzellen, die sich ja vielfach an muskulösen Organen von Platoden (Saugnapfganglien etc.) ausbilden. Ich habe auch im Stillen immer einigermaßen an der wirklichen Existenz eines solchen, deutlich umgrenzten, dritten Schlundganglions gezweifelt. Um die Sache zu entscheiden und eine in den morphologischen Spekulationen immer wieder eine Rolle spielende Angabe zu bestätigen oder aus der Welt zu schaffen, veranlaßte ich Fräulein MARCINOWSKI, die im Wintersemester 1901/2 in meinem Laboratorium arbeitete, die Frage nach dem unteren Schlundganglion von Distoma hepaticum durch eine erneute, sehr sorgfältige Untersuchung zu prüfen. Ueber das Resultat der Untersuchung teilt mir Fräulein MARCINOWSKI folgendes mit:

„Das Pharynxnervensystem von Distoma hepaticum besteht aus kleinen Ganglienzellen, die sich am ganzen Umfang des Pharynx und Oesophagus finden und zum größten Teil dem Pharynxnerven ein- und angelagert sind. Sie sind in zwei unscharf abgegrenzte Gebiete gesondert: eine proximale Ganglienanhäufung am Vorderende des Pharynx und eine distale an der Grenze von Pharynx und Oesophagus. Die letztere tritt in Form eines Ringes dicht gedrängter Zellen auf, die seitlich am zahlreichsten sind. Eine bisweilen auftretende Verdickung des Ganglienringes in seinem ventralen Teil war vielleicht die Veranlassung zu der irrtümlichen Annahme eines unteren Schlundganglions. Mit einem solchen stimmt das Pharynxnervensystem von Dist. hepaticum aber weder hinsichtlich seiner Lagebeziehung zum Pharynx, noch in Bezug auf sein Innervationsgebiet, als welches mit Sicherheit die Muskulatur des Pharynx erkannt werden konnte, überein."

In seiner eben zitirten Arbeit glaubt EISIG einen weiteren, sehr schwer wiegenden Einwand gegen die von mir verteidigte Theorie ins Feld führen zu können, einen Einwand, den er der KLEINENBERGschen Lopadorhynchus-Untersuchung entnimmt. Nach KLEINENBERG verhält sich nämlich die Schlundkommissur der Larve von Lopadorhynchus, nachdem sie den Prototrochringnerven gekreuzt hat, folgendermaßen. Sie zieht jederseits nach hinten gegen das Vorderende der Anlage des Bauchmarks. Vor demselben (also vor der Anlage des unteren Schlundganglions) angekommen, teilt sie sich in 2 Aeste. Der äußere Ast (Seitennerv) verläuft seitlich von den Neuralplatten (Anlagen des Bauchmarks) nach hinten bis zum After und geht später zu Grunde.

Der andere bildet einen Abschnitt des definitiven Schlundringes, seine Fasern treten in die Anlage des unteren Schlundganglions ein. Aus diesem Verhalten folgert Eisig:

„daß nur ein kurzer vorderer (cephaler) Abschnitt jedes Seitennerven, jeder Hirnkommissur, in die Bildung des Schlundringes eingeht, daß dagegen je der längere hintere, das Soma durchziehende als Larvenorgan später zu Grunde geht. Diese beiden vorübergehend auftretenden, weit über den Schlundring hinaus bis zur Afterregion reichenden Nerven der Lopadorhynchus-Larve erscheinen mir (Eisig) nun als der gewichtigste ontogenetische Nachweis, der sich zu Gunsten der Homologie zwischen Schlundring der Anneliden etc. einer- und Seitennerven der Platodes etc. andererseits ins Feld führen läßt“; denn, so fährt Eisig fort, „welch anderen Sinn könnte man sonst diesem auf das larvale Leben beschränkten Nerven beilegen?“

Nun ich denke, daß doch die zunächstliegende Deutung nicht die Eisigsche ist, sondern die, daß von den beiden Aesten der Schlundkommissuren der innere, welcher zur Anlage des Bauchmarks führt, einer weiteren Strecke der ventralen Markstränge der Platoden entspricht, und das darauf folgende Bauchmark der Hauptstrecke dieser letzteren. Die äußeren Aeste kann ich nur als larvale Seitenzweige der beiden Markstränge betrachten. Ich weigere mich des entschiedensten, in ihnen die gewissermaßen entgleisten Markstränge selbst zu erblicken.

Eisig gibt übrigens auf der nächsten Seite selbst die Möglichkeit einer anderen Deutung zu, indem er sagt, daß bei den Platoden ähnlichen Vorfahren der Anneliden eine Vielzahl von den Seitennerven konform aus dem Gehirn entspringenden Nerven vorkommen konnten und so der Bauchstrang einem anderen, sich nicht rückbildenden Paare solcher Nerven seinen Ursprung verdanken konnte.

Inzwischen hat Ed. Meyer das Nervensystem der Lopadorhynchuslarve neuerdings genauer untersucht und ein ganzes System von Längstämmen des larvalen Rumpfnervensystems, zwei ventrale, zwei laterale und einen dorsalen nachgewiesen, von welch letzterem er vermutet, daß er aus einem ursprünglich paarigen hervorgegangen sei. Diese Längsstämme sind durch eine ganze Reihe von unvollständigen Ringkommissuren verbunden. Die Fortsetzung der Schlundkonnektive in den Rumpf der Larve hinein gibt verschiedene Zweige ab, zunächst untere larvale Schlundnerven, dann kreuzt sie ein Ringnervensystem, als dessen ventrale Verlängerung zu dem Larvenösophagus abgehende Stomodäalnerven

betrachtet worden. Wiederum eine Strecke weiter gibt sie den von KLEINENBERG beschriebenen (außerhalb der Bauchmarkanlage verlaufenden) Seitennerven ab, der gegen den After nach hinten zieht, sodann gibt sie einen medial von den Bauchmarkanlagen nach hinten ziehenden Bauchnerven ab, um sich nun selbst sofort in das Vorderende der Bauchmarkanlage der betreffenden Seite einzusenken. Zeitlich freilich entsteht der larvale Bauchnerv früher als das von seiner Ursprungsstelle abgehende letzte Stück der Schlundkommissur, so daß zeitlich das letztere als ein Zweig des ersteren erscheint.

Die Deutung dieses ganzen larvalen Systems ist noch ganz unsicher. Wie oben erwähnt, wies MEYER in einem an mich gerichteten Briefe auf die Aehnlichkeit der mehrfachen Längsnerven und wiederholten Querverbindungen mit dem Platodennervensystem hin. Sollte sich dieser Gedanke weiter begründen lassen, so würde ich in dem larvalen Strickleiternervensystem lediglich einen ontogenetisch vorauseilenden, sich provisorisch ausbildenden und vergänglichen Teil des Platodenstrickleiternervensystems erblicken, das sodann in der Form des gegliederten Bauchmarks definitiv zur Ausbildung gelangt. Als wirkliche Homologa der vorderen Strecken der Bauchmarkstränge der Platoden kann ich jedenfalls nur die Summe derjenigen Fasern der larvalen und definitiven Schlundkommissur anerkennen, die eben die Verbindung zwischen Gehirn und Bauchmark herstellen.

Der vollständig getrennten Anlage von Gehirn und unterem Schlundganglion vermag ich unter keinen Umständen die hohe phylogenetische Bedeutung zuzuerkennen, die ihr die Gegner der Strickleitertheorie beimessen. Wir nehmen an, daß die in ihrem ganzen Verlaufe Ganglienzellen führenden ventralen Markstränge der Annelidenstammform ursprünglich sich in situ und im Zusammenhang mit dem Gehirn anlegten. Durch die Lokalisation und Konzentration der Ganglienzellen auf die Ganglien, d. h. die Kreuzungsstellen der Querkommissuren, wurde die Entwickelung in dem Sinne modifiziert, daß auch die Entwickelung der an Ort und Stelle (eben an der Stelle der zukünftigen Ganglien) sich aus dem Ektoderm differenzierenden Ganglienzellen eine segmentweise unterbrochene wurde. Diese segmentweise Unterbrechung ist im allgemeinen sehr wenig scharf ausgeprägt am sich entwickelnden Bauchmark, das sich jederseits noch fast wie ein kontinuierlicher Markstrang anlegt. Am schärfsten mußte die Diskontinuität in der Entwickelung sich an den Anlagen des Ge-

hirns und des unteren Schlundganglions ausprägen, die voneinander durch den Schlundapparat getrennt sind, zumal bei Formen mit Larven, bei denen durch starke hydropische Aufblähung der betreffenden Körperregion die Distanz zwischen beiden Nervenzentren zur Zeit ihrer Entwickelung stark vergrößert wird. Das Auswachsen der Nervenfasern aus dem Gehirn zum unteren Schlundganglion und vice versa ist nur ein spezieller Fall der in der Ontogenie allgemein verbreiteten Erscheinung, daß getrennt sich anlegende Ganglienzellen durch Auswachsen von Nervenfortsätzen miteinander in Verbindung treten.

3. Das Nephridialsystem der Platoden und Anneliden.

In meiner Gundaarbeit (1881) versuchte ich das Nephridialsystem der Hirudineen auf das Wassergefäßsystem der Platoden, speziell der Tricladen, zurückzuführen. Sodann kam ich 1884 in meiner Polycladenmonographie in einem besonderen Abschnitt auf die Morphologie des Nephridialsystems der Anneliden und Platoden nochmals zurück. Inzwischen hatte ich nämlich das Wassergefäßsystem auch bei den Polycladen nachgewiesen und waren bei den Anneliden wichtige Beobachtungen gemacht worden. Ich verteidigte die Ansicht, daß das Wassergefäßsystem Gunda-ähnlicher Turbellarien mit metamerem Körperbau nicht bloß der Larvenniere oder Kopfniere der Anneliden, sondern dem gesamten aus segmental aufeinander folgenden Nephridienpaaren zusammengesetzten Nephridialsystem der Anneliden in toto entspreche. Die Geschlechtsleiter der Platoden, speziell der Tricladen, und ihre Kopulationsorgane verglich ich mit denen der Hirudineen.

Die „Einheitstheorie“ des Nephridialsystems, die ich damals verfocht und heute noch, in sehr guter Gesellschaft, verfechte, wurde von Bergh bald darauf (1885) heftig bekämpft. Bergh stellte ihr folgende Arbeitshypothese[1]) gegenüber:

1) Wenn Bergh in seiner bekannten Bescheidenheit nur eine „Arbeitshypothese“ aufstellt, so ist „sein Zweck dabei nur der, durch eine solche wennmöglich die Untersuchungen wieder in eine richtigere Bahn hineinzulenken“. Diese Bescheidenheit hat auch nebenbei den Vorteil, daß man eine bloße „Arbeitshypothese“, sollte sie sich als falsch erweisen, anstandshalber doch nicht als „greulich“ bezeichnen dürfte. Nicht wahr? Sie prätendiert ja nicht „den Anschein einer fertig ausgebauten, »gewissen« oder »bewiesenen« Theorie zu besitzen“. Kaum aber hat sich Bergh im Bade der

Man hat zu unterscheiden einerseits das Wassergefäßsystem der Platoden und die ihm homologe Urniere der Anneliden und andererseits die Segmentalorgane der Anneliden sowie ihre Homologa, die Geschlechtsleiter dieser Tiere. Für die Unterscheidung der beiden verschiedenen Formen von Kanalsystemen ist nach BERGH besonders auch ihre Beziehung zu den allgemeinen Körperhöhlen maßgebend. Er unterscheidet die primäre und sekundäre Leibeshöhle und hält dabei die sekundäre, segmentierte Leibeshöhle der Anneliden den Höhlen der Geschlechtsfollikel der Plattwürmer und Nemertinen homolog. Ich hoffe zuversichtlich, daß diese letztere Arbeitshypothese, die ich für gut begründet halte (ich würde BERGH beleidigen, wenn ich sie für eine »gewisse« und »bewiesene« Theorie erklären wollte), ihrem Autor immer mehr Ehre und Ruhm bringen wird.

BERGH hält nun dafür, daß die ursprüngliche Bedeutung und Funktion der Segmentalorgane die von Geschlechtsleitern sei, die von Anfang an zur Entleerung der Geschlechtsprodukte in Beziehung standen und erst nach und nach sich zugleich zu exkretorischer Funktion ausbildeten. Das Wassergefäßsystem der Platoden und Rädertiere hingegen und die homologe Urniere der Anneliden sind nach BERGH rein exkretorischer Natur, treten nie in den Dienst der Ausleitung der Geschlechtsprodukte und stehen nie mit der sekundären Leibeshöhle in Verbindung, sondern haben höchstens Beziehungen zur primären Leibeshöhle.

„Diesen auffallenden und fundamentalen Unterschied zwischen Wassergefäßsystem (Urnieren) und Segmentalorganen suchten die Anhänger der Einheitstheorie dadurch zu beseitigen, daß sie die Wimpertrichter schlechthin für Neubildungen erklären, die sich erst sekundär mit dem Wassergefäßsystem verbunden haben sollen. Das ist aber nach den vorliegenden Tatsachen ein ganz unberechtigter Schluß."

Meine eigene, von BERGH bekämpfte, Stellungnahme zu Gunsten der Einheitstheorie war hauptsächlich bestimmt worden 1) durch die überraschenden Resultate der Untersuchung des Wassergefäß-

---

Bescheidenheit gereinigt und sich der Absolution für kommende Sünden versichert, so ereignet sich auch schon ein Sündenfall. In den Kopfnieren, schreibt er, sehe ich mit HATSCHEK das Homologon des Wassergefäßsystems der Plattwürmer; in den Ausführungsgängen der Geschlechtsprodukte und möglicherweise auch in den Analschläuchen sind Segmentalorgane zu erkennen; für letztere ist jedoch diese Deutung nicht sicher. Also ist doch wohl diese „Theorie" für die ersteren „sicher"?

systems von Gunda segmentata, 2) durch neuere Beobachtungen (von Fraipont, E. Meyer u. a.) über den feineren Bau der Larvennieren von Anneliden und der entsprechenden Organe der Rotatorien, 3) durch die Hatschekschen Angaben (die sich inzwischen als irrig erwiesen haben) über die Entwickelung der definitiven Segmentalorgane von einem später verschwindenden Längskanal aus bei dem sich entwickelnden Polygordius, 4) durch das von E. Meyer bei einem erwachsenen Chätopoden (Lanice) konstatierte Vorkommen eines jederseits die Segmentalorgane verbindenden Längskanals, 5) durch gewisse histologische Befunde an den Segmentalorganen der Hirudineen (Verästelungen und intracellulärer Charakter des Lumens), 6) durch den von Bourne erbrachten Nachweis von Netznephridien bei Hirudineen (Pontobdella), 7) durch gewisse Beobachtungen von Ed. Meyer über die getrennte Anlage von Trichter und Drüsenkanal der Segmentalorgane von Chätopoden (Polymnia), 8) durch den Nachweis des Vorkommens weiterer, segmental angeordneter, provisorischer Nephridienpaare vom Typus der Larvennieren in den vorderen Rumpfsegmenten von Annelidenlarven, 9) durch Ueberlegungen über den Einfluß des Vorhandenseins größerer Leibeshohlräume oder des Fehlens solcher (parenchymatöser Zustand).

Meine Untersuchung des Nephridialsystems von Gunda segmentata hatte das Resultat zu Tage gefördert, daß es jederseits aus einem System durch Anastomosen verbundener größerer Längskanäle besteht, die einerseits durch segmental angeordnete Ausführungskanäle nach außen münden, und in die andererseits reich verästelte, enge Kapillaren einmünden mit den charakteristischen Exkretionswimperzellen an den Enden der Verästelungen. Meine Befunde wurden bald (1884) von Ijima an Süßwasserplanarien im wesentlichen bestätigt. Doch sind bei diesen die sich auch hier in der Mehrzahl wiederholenden Mündungskanäle „von einer segmentalen Anordnung viel weiter entfernt als bei Gunda“. Es sei dies auch keineswegs zu verwundern, meint Ijima, da ja bei den Süßwassertricladen auch in den anderen Organen die Metamerie keineswegs so scharf ausgeprägt sei wie bei Gunda.

In vollständigem Einklang mit den übrigen Grundgedanken meiner Hypothese über die Entstehung der Annelidenmetamerie leitete ich die sämtlichen segmentalen Nephridien der Anneliden von den segmental nach außen mündenden Segmentalportionen des Wassergefäßsystems ab, unter der Annahme, daß sich die die aufeinanderfolgenden Segmente des Wassergefäßsystems verbindenden

Längskanäle bei den Anneliden nicht erhalten hätten. Ein solches Nephridialsegment würde also bei den Vorfahren der Anneliden bestanden haben aus einem Paar Wassergefäßbäumchen mit Exkretionswimperzellen an den letzten Enden der kapillaren Aeste und mit einem nach außen mündenden Stamm. Das Lumen der feineren Aeste war intracellulär, dasjenige des größeren Mündungskanales wahrscheinlich intercellulär. Da bei der Entwickelung der Anneliden das Kopfende des Körpers vorauseilt und der Rumpf mit seinen aufeinanderfolgenden Segmenten erst sukzessive zur Ausbildung gelangt, so kommt zuerst das erste Nephridialbäumchenpaar, die dem Larvenkörper angepaßte Kopfniere zur Entwickelung, deren Homologie mit dem Wassergefäßsystem auch von den Gegnern der Einheitstheorie nicht bestritten wird, dann vielleicht noch ein zweites und vielleicht gar noch ein drittes ähnliches Paar mit reduzierter Verästelung. Dieses während des frühesten Larvenlebens, zur Zeit, wo in der betreffenden Region noch keine sekundäre Leibeshöhle entwickelt ist, fungierende vorderste Paar von Nephridialbäumchen wurde in der Phylogenie allmählich, wie das für so viele Larvenorgane demonstriert werden kann, zu einem vorübergehenden provisorischen Gebilde, während die darauffolgenden Nephridienpaare der Rumpfsegmente sich zu den Segmentalorganen umwandelten. Die Umwandlung wurde nach der Hypothese bedingt dadurch, daß die segmentalen Nephridialbäumchen durch sich neubildende Verbindungsöffnungen, die großen Wimpertrichter mit intercellulärem Lumen, mit den Kammern der inzwischen zur Ausbildung gelangten Leibeshöhle, die auch als ein Exkretbehälter fungierte, in Verbindung traten. Dadurch und durch die Ausbildung des Blutgefäßsystems, dessen Exkretionskapillaren die Nephridialkanäle umspannen, konnte der verästelte Charakter der Nephridialbäumchen zu Gunsten der einseitigen Ausbildung eines Hauptstammes zurücktreten. Zugleich konnten die derartig umgewandelten Nephridien auch in den Dienst der Ausleitung der Geschlechtsprodukte treten.

„Während bei den Plathelminthen zur Ausleitung der Geschlechtsprodukte aus dem soliden Mesoderm besondere Leitungskanäle, die dem Genitalsystem angehören, nötig sind, können die Geschlechtsprodukte, welche bei den Anneliden in die Leibeshöhle fallen, den neuen Leitungsweg nach außen benutzen. So können die Segmentalorgane sekundär in den Dienst der Genitalorgane treten. Wir sehen indessen, daß bei denjenigen höheren Würmern, die noch am meisten mit den Plathelminthen-ähnlichen Vorfahren übereinstimmen, die Geschlechtsprodukte noch in der alten Weise entleert werden."

Die hier entwickelten Grundgedanken haben nun — und ich darf das wohl mit besonderer Genugtuung hervorheben — durch die überraschenden Resultate der schönen Untersuchungen, die Goodrich seit 1895 über Nephridien, Geschlechtsleiter und Cölom der Anneliden angestellt hat und die sich daran schließenden Schlußfolgerungen eine weitgehende Bestätigung, zugleich eine bedeutsame Vertiefung und Ergänzung, sowie vielfache Verbesserungen und Korrekturen erfahren.

Schon 1895 veröffentlicht Goodrich eine theoretische Abhandlung von hohem Interesse „On the Cölom, Genital Ducts and Nephridia“, in der er sich zur Hauptaufgabe stellte, die Gonocöltheorie, die nach und nach immer mehr an Boden gewonnen habe, der aufmerksamen Würdigung seiner Landsleute zu empfehlen, die von ihr noch nicht gebührende Notiz genommen hätten. Bezüglich der Nephridien knüpfte er an die Ausführungen E. Meyers in seiner mehrfach zitierten Abhandlung über die Abstammung der Anneliden an, in welcher im Sinne der Einheitstheorie nicht nur die Larvennieren der Anneliden, sondern auch ihre definitiven Nieren vom Wassergefäßsystem der Plathelminthen abgeleitet, speziell als Teilstücke eines Paares von Längskanälen, wie sie die Turbellarien haben, aufgefaßt wurden. Ich muß zunächst einen Augenblick bei der Meyerschen Auffassung verweilen. Meyer nimmt an, daß in den Längskanälen der Turbellarien ähnlichen Vorfahren der Anneliden sich infolge intersegmentaler Körpereinschnürungen die Exkretionsflüssigkeit staute und zunächst die Bildung metamerer Ausmündungen hervorrief, wonach erst eine endgültige Zerlegung der Längskanäle in segmentale Abschnitte erfolgen konnte.

In diesem Punkte verstehe ich Ed. Meyer ebensowenig, wie in dem früher erörterten Punkte der sekundären Zerlegung von zwei langgestreckten Gonadensäcken durch intersegmentale Einschnürungen in metamere Follikel. Wie die metameren Gonadenfollikel bei gewissen Platoden (z. B. Gunda) schon vorhanden sind, so sind ja auch schon die metameren oder annähernd metameren Ausmündungen der Nephridiallängsstämme bei jenen Formen schon vorhanden. Warum ihre Neubildung annehmen, zumal die Erklärung derselben doch immerhin große Schwierigkeiten bietet?

„Zu diesen ursprünglich nach innen geschlossenen, mit feineren Nebenästen und Endzellen ausgestatteten Kanälen“ kamen nun nach Meyer „bei den Anneliden neue Bildungen in Gestalt der peritonealen Trichter hinzu“, wodurch der frühere Endapparat als

überflüssig verschwand. Diese Nephridialtrichter nun erklärte MEYER, und das war eine neue Auffassung, die ich mit GOODRICH acceptiere, als ursprüngliche Geschlechtsleiter, als zentrifugale Aussackungen der Follikelwandungen der Gonadensäcke, die, anstatt direkt an die Haut zu gelangen, auf die metameren Nierenschläuche gestoßen sind.

Im Anschluß an diese Anschauungen sprach GOODRICH die Ueberzeugung aus, daß man bis jetzt unter dem Namen Nephridien zwei Organe ganz verschiedenen Ursprungs vermengt habe, erstens das wahre Nephridium und zweitens den Geschlechtsleiter, den GOODRICH zuerst als Peritonealtrichter (peritoneal funnel), neuerdings aber als Cölomodukt bezeichnet. Hierüber führte GOODRICH des weiteren folgendes aus:

„Further, that while ou the one hand in certain groups such as the Planaria, Nemertinea, Hirudinea, Chaetopoda, Rotifera Entoprocta, besides the genital ducts or peritoneal funnels, we find true nephridia in the adult; on the other hand, in such groups as the Mollusca, Arthropoda, Ectoprocta, Echinoderma and Vertebrata, there are in the adult no certain traces of true nephridia. In these latter groups, as we shall see, the peritoneal funnels (primitive genital ducts) takes on the excretory functions of the nephridia which they supersede“.

In einer kurzen Uebersicht der verschiedenen Klassen der Coelomata sucht dann GOODRICH zu zeigen, daß beide Organe, Nephridium und Cölomodukt, immer unterschieden werden können,

„that the first, the nephridium, is primitively excretory in function, is developed centripetally as it were, and quite independently of the coelom (indeed, is probably derived from the epiblast), possesses a lumen which is developed as the hollowing out of the nephridial cells, and is generally of an intracellular character, is closed within, and may secondarly acquire an internal opening either into a blood space or into the coelom (true nephridial funnel as opposed to the peritoneal funnel); and that the second kind of organ, the peritoneal funnel, is primitively the outlet for the genital products, is invariably developed centrifugally as an outgrowth from the coelomic epithelium or wall of the genital follicle, is therefore of undoubtedly mesoblastic origin, and possesses a lumen arising as an extension of the coelom itself.“

Es kann nicht meine Aufgabe sein, auf die nun folgende Uebersicht näher einzutreten. — Die theoretische Abhandlung von

Goodrich aus dem Jahre 1895 erwies sich als ein Programm zu eigenen Untersuchungen „On the Nephridia of the Polychaeta“, deren Resultate der treffliche englische Zoologe in 3 Teilen 1897—1900 veröffentlichte. Diese Untersuchungen sind auch deshalb denkwürdig, weil sie von neuem zeigen, wie theoretische Erwägungen fördernd, stimulierend, befruchtend auf die direkte Forschung einwirken können.

Eines der Hauptergebnisse dieser Untersuchungen, die das traditionelle Bild des Polychätensegmentalorganes durchaus verändern, ist das, daß in dieser Abteilung der verästelte Typus des Nephridiums in verschiedenen Modifikationen weit verbreitet vorkommt, daß das Lumen in einem großen Bezirke dieser Nephridien intracellulär ist und daß das Nephridium mit seinen Zweigen sehr häufig besetzt ist mit zahlreichen, verschieden gruppierten, eigentümlichen, hohen Zellen, die Goodrich **Solenocyten** nennt. Es handelt sich um röhrenförmige oder becherförmige Zellen mit überaus zarter und dünner Protoplasmawand, deren Mündung sich in das Lumen des Nephridiums öffnet, während der stark verdickte Boden die Hauptmasse des Zellplasmas und in ihr den Zellkern enthält. Auf diesem Boden erhebt sich ein langes Flagellum, das aus der Solenocyte meist noch eine Strecke weit in das Nephridiallumen vorragt. Es gibt derartige Nephridien, die vollständig geschlossen sind und mit dem Cölom in keinerlei Beziehung stehen. Vergleicht man mit Goodrich die Solenocyten mit den terminalen Wimperzellen der Platoden, so ist in der Tat ein solches Rumpfnephridienpaar, so gut wie z. B. die Kopfniere von Polygordius, einem Segment des Wassergefäßsystems eines segmentierten Platoden vergleichbar. Interessant ist in diesem Zusammenhang der von Goodrich erbrachte und neuerdings von Woltereck bestätigte Nachweis, daß die von Fraipont als hohl und blindgeschlossen erkannten radiären Spangen an den sogen. Trichtern der Kopfniere von Polygordius solenocytenähnliche Röhrchen mit einem Flagellum im Innern, aber ohne Kern an der Basis, sind. Goodrich macht wie Ed. Meyer darauf aufmerksam, daß das zweite Nephridium von Polygordius diese gleichen Geißelröhrchen ebenfalls besitzt. Das zweite sei aber sicher mit dem dritten homolog „and so we are inevitably led to the view that head-kidneys

and posterior nephridia form one homologous series of organs".

In seinen „General Conclusions" diskutiert GOODRICH zunächst die Frage nach der Natur der großen, sich in das Cölom öffnenden Wimpertrichter der Polychäten, die er nun als Coelomostomata bezeichnet. Ist das Coelomostoma vielleicht nur ein sehr stark erweitertes Nephridiostoma (d. h. eine innere Oeffnung, die sich sekundär am Nephridium selbst gebildet hat) „which may become separated off from its duct"? Verf. verneint diese Frage und erblickt auch jetzt wieder in den Coelomostomata den Geschlechtsleitern anderer Würmer homologe Bildungen, denn sie seien nur besondere, bewimperte und trichterförmig gestaltete Ausbuchtungen des Cölomepithels, die bei vielen Polychäten erst sekundär mit dem Nephridium in Verbindung treten. Für den ursprünglichen Zustand hält GOODRICH immer noch auch bei den Polychäten den, daß gesonderte Nephridien im Dienste der Exkretion und gesonderte Geschlechtsleiter, GOODRICH nennt diese jetzt Cölomodukte, vorhanden sind, wie das bei den übrigen Anneliden und einigen Polychäten, nämlich bei Lycoriden und einigen Capitelliden, der Fall ist. Die Nephridien waren ursprünglich verzweigt und geschlossen, vom Platoden-, Nemertinen- und Rotiferentypus (Phyllodoce, Nephthys, Glycera). Solche Nephridien kann man als Protonephridien bezeichnen. Manche im erwachsenen Zustande offene Nephridien durchlaufen ein geschlossenes Stadium (bei Oligochäten, Hirudineen und Polychäten). Die Kopfniere kommt bei den meisten Polychäten nicht über dieses Stadium hinaus. Gegenüber dem Protonephridium ist das offene Nephridium also eine abgeleitete Form, in dem sich am eigenen Nephridialkanal eine Oeffnung in das Cölom, ein eigenes Nephridiostoma ausbildete. Ein dritter Typus endlich von Organen wird bei den Chätopoden gebildet durch die Nephromixien. Es handelt sich dabei um Nephridien, mit denen Coelomostomata verschmolzen sind, oder mit anderen Worten, bei denen dem Nephridialkanal ein Coelomostoma gewissermaßen aufgepfropft ist.

Wie wir sehen, kommt GOODRICH in den aus seinen ausgedehnten Beobachtungen gezogenen Schlußfolgerungen wiederum zu demselben theoretischen Ergebnis, wie in der diesen Beobachtungen vorausgehenden Programmarbeit. Dieses Ergebnis läuft im wesentlichen auf eine Bestätigung der Grundideen der „Einheitstheorie" des Nephridialsystems hinaus, und zwar der Theorie in jener Form,

die ich ihr vor bald 20 Jahren gegeben habe. Ich darf wohl hier noch hinzufügen, daß GOODRICH mir auch mit Bezug auf einen speziellen Punkt Recht gegeben hat, wenn er (1895, p. 493), von den Geschlechtsleitern der Hirudineen redend, sagt: „The complete genital ducts (der Hirudineen nämlich) thus closely resemble those of some Planarians (Gunda) . . . .“ Dabei muß freilich zugegeben werden, daß die Gonaden der Hirudineen nur als Bestandteile des Cöloms oder Differenzierungsprodukte der Cölomanlagen (Mesodermblasen), also nicht direkt, den Gonaden der Turbellarien vergleichbar sind.

Eine gewisse Rolle spielte — besonders auch in meinen eigenen Spekulationen — bei dem Vergleich der Annelidennephridien mit dem Wassergefäßsystem das gelegentliche Vorkommen von Verbindungsgängen oder Anastomosen zwischen den ersteren. Auch die bei Oligochäten ziemlich häufig vorkommende Erscheinung, daß in einem Segment mehrere bis zahlreiche Nephridien und äußere Nephridialporen vorkommen, wurde gelegentlich verwertet. Ich will für einen Augenblick die Frage offen lassen, ob diese Vorkommnisse zu Gunsten der Einheitstheorie sprechen. Jedenfalls aber spricht die Vermehrung der Zahl, die Verästelung und die reiche Anastomosenbildung nicht zu Gunsten der BERGHschen Arbeitshypothese, daß die Segmentalorgane ursprünglich Geschlechtsleiter waren. Denn Anastomosenbildung kommt bei Geschlechtsleitern niemals vor, Vermehrung der Zahl über 2 hinaus nur bei Polycladen, nämlich bei Anonymus. Der Fall kann aber nicht zum Vergleich herangezogen werden. Verästelung der Geschlechtsleiter ferner aber wird nur bei Vermehrung der Zahl der Gonaden beobachtet. Dagegen ist die Ausbildung eines, die aufeinander folgenden Geschlechtsleiter einer Seite verbindenden Längskanals bei Platoden und Anneliden beim Vorkommen zahlreicher Gonaden geradezu die Regel. Aber ein Seitenstück zu der Ausbildung des die Nephridien verbindenden Längskanales von Lanice, wo sich die Ausführungsgänge aller einzelnen, miteinander verbundenen Nephridien gesondert erhalten, bildet sie nicht. Denn die Vereinigung der Geschlechtsleiter jederseits zu einem Längskanal hat offenbar geradezu den Zweck, die Zahl der äußeren Geschlechtsöffnungen zu Gunsten einer einzigen mit einem Kopulationsorgan kombinierten Genitalöffnung oder eines einzigen Paares solcher Oeffnungen zu reduzieren.

BERGH könnte allerdings einwenden, daß die Komplikationen, die an den seiner Ansicht nach ursprünglich einfachen, schlauchförmigen und als Geschlechtsleiter fungierenden Segmentalorganen durch Verästelung und Anastomosenbildung auftreten, eine Folge der sekundär in den Vordergrund getretenen und schließlich exklusiven exkretorischen Funktion seien. Aber es wird schwer sein, eine solche Annahme bei typischen Cölomaten in plausibler Weise zu begründen.

Was nun die Bedeutung jener Erscheinungen (Längskanäle, Anastomosen) für die Einheitstheorie anbetrifft, so will ich folgendes bemerken.

Der HATSCHEKsche Längskanal der Polygordiuslarve fällt, als wohl sicher nicht vorhanden, als Argument dahin.

Auch den Längskanal von Lanice möchte ich, wie dies MEYER inzwischen (1890) schon selbst getan hat, und in Zustimmung zu BERGH, EISIG u. a. als eine mit den Längskanälen der Platoden wohl kaum vergleichbare Bildung außer Spiel lassen, ebenso den Längskanal von Owenia (GILSON 1895), aber nicht die Plectonephridien.

Seit der Mitte der 80er Jahre ist bei einer Reihe von Gattungen der Oligochätenfamilien der Perichätiden, Acanthodriliden und Cryptodriliden jene Form des Nephridialsystems bekannt geworden, die von BEDDARD als diffuses Nephridium, von BENHAM als Plectonephridium bezeichnet wird. Es handelt sich um mehr oder minder zahlreiche, miteinander in einem Segment zu netzförmigen Verbindungen zusammentretende, kleine Nephridien mit mehreren bis zahlreichen kleinen Trichtern und mehreren bis zahlreichen äußeren Poren. Diese verästelten und anastomosierenden Nephridien bilden häufig in einem Segment ein zusammenhängendes Netzwerk; ja es können sich die Plectonephridien der aufeinander folgenden Segmente derart zu einem kontinuierlichen Netzwerk verbinden, daß „there is no trace of any metameric disposition“.

Bei Megascolides kommen nach SPENCER zu dem Netzwerk feiner Nephridialkanäle mit zahlreichen äußeren Poren in den hinteren Körpersegmenten noch größere, paarweise in jedem Segment liegende Nephridien hinzu. Jedes dieser „Meganephridien“ besitzt einen Trichter, der in dem vorhergehenden Segment sich in das Cölom öffnet. Bei gewissen Eudriliden ist das Nephridialsystem nach BEDDARD, der es bei Libyodrilus am genauesten studierte, in folgender Weise ausgebildet. Es kommt in jedem Segment ein Paar typischer Nephridien vor.

Anstatt daß aber der Ausführungsgang eines jeden Nephridiums direkt ausmündet, verzweigt er sich und bildet ein kompliziertes Netzwerk in der Körperwand, welches durch zahlreiche feine Kanäle nach außen mündet [1]). Das Lumen der feinen, das Netzwerk der Plectonephridien zusammensetzenden Kanäle scheint überall intracellulär zu sein.

Es ist hier der Ort, hervorzuheben, daß auch bei den gewöhnlichen Nephridien von Hirudineen und Oligochäten das Lumen des auf den Trichter folgenden Kanalabschnittes vielfach die Tendenz zur Verästelung zeigt. Bei Microchaeta hat Benham und bei Desmogaster Rosa gezeigt, daß diese Verästelungen miteinander anastomosieren und so stark entwickelt sind, daß sie das übrige Nephridium wie ein Netzwerk umspinnen.

Beddard, Spencer und Benham, denen wir unsere Kenntnisse über die Netznephridien der Oligochäten verdanken, sind durch ihre Beobachtungen zu Anhängern der Einheitstheorie des Nephridialsystems der „Würmer" geworden. Besonders Beddard hat solche Ideen verfochten. In einem 1888 erschienenen Aufsatz verglich er das Nephridialnetz der Oligochäten mit dem der Platoden, speziell dem von Gunda, und versuchte außerdem zu zeigen, daß die geschlossenen Exkretionswimperzellen der Platoden und die offenen Wimpertrichter der Oligochätennephridien als Modifikationen eines und desselben Typus aufgefaßt werden können. Es sei bemerkt, daß es sich um „Nephridiostomata" im Sinne von Goodrich, und nicht um Coelomostomata handelt. Für die ersteren haben vor allem auch Vejdovsky und Goodrich die wahrscheinliche Homologie mit den terminalen Wimperzellen der Platoden befürwortet, während Bergh noch 1899 gegen Vejdovskys Auffassung des „Pronephridiostoms" polemisiert resp. die Richtigkeit der ihr zu Grunde liegenden Beobachtungen bestreitet.

Bezüglich der Ableitung des gewöhnlichen Typus der in jedem Segment in einem Paar gesonderter Kanäle vorkommenden Nephridien der Anneliden von dem Wassergefäßsystem der Platoden vertrat Beddard einen von dem meinigen etwas abweichenden Standpunkt, indem er nicht das paarweise und metamere Vorkommen der äußeren Oeffnungen eines kontinuierlichen Nephridialnetzes zum Ausgangspunkte wählte, sondern eine Vielzahl von

---

1) Vergl. die ausführlichere zusammenfassende Darstellung dieser eigentümlichen Formen des Nephridialsystems in Beddards Oligochätenmonographie, 1895.

Oeffnungen pro Segment. In einer ein Jahr später (1889) erschienenen Publikation drückte BEDDARD seine Ansichten über einen doppelten Weg, auf dem das Nephridialnetz sich auf segmentale Nephridienpaare reduzierte, in folgenden zwei Hauptsätzen aus, die im wesentlichen auch Anschauungen von BENHAM und SPENCER enthielten:

a) Das einzige Nephridienpaar des Segmentes gewisser Lumbriciden entstand durch allmähliche Größenzunahme („increase in calibre") eines umschriebenen segmentalen Bezirkes des allgemeinen Nephridiennetzes und durch allmähliches Verschwinden der übrigen Teile des Netzes.

b) Die segmentalen Nephridienpaare gewisser anderer Lumbriciden sind durch die allmähliche Größenzunahme der Kanälchen des primitiven Netzes in der Weise entstanden, daß sich das letztere in metamer angeordnete Büschel von Kanälchen auflöste, die in ihrer Anordnung mehr oder weniger den Borsten entsprachen. Die Zahl dieser gesonderten Nephridien wurde schließlich auf ein Paar in jedem Segment reduziert.

Ich komme diesen Ansichten gegenüber in die umgekehrte Lage, wie gegenüber der älteren Ansicht von E. MEYER über das ursprüngliche Vorhandensein von nur einem Paar von Geschlechtsöffnungen am ganzen Körper. Was mir bei MEYER zu wenig erscheint, ist mir bei den erwähnten englischen Forschern zu viel. Ich glaube, daß den Vorfahren der Anneliden nur ein Paar Nephridialausführungsgänge in jedem Segment zukam, welches demjenigen der Meganephridien entspricht.

Die Entwickelung der Plectonephridien ist gleichzeitig (1892) von VEJDOVSKY und BEDDARD[1]) untersucht worden. Bei Octochaetus (Acanthodrilus) multiporus fand BEDDARD, daß zweifellos die zahlreichen Büschelnephridien des erwachsenen Wurmes mit ihren zahlreichen äußeren Oeffnungen durch Differenzierungen einfacher, segmental angeordneter Nephridienpaare entstehen. Nach VEJDOVSKYS an Megascolides angestellten Beobachtungen würde in jedem Segment ebenfalls anfänglich ein einziges Paar Pronephridien, jedes mit Trichter, vorkommen. Der anfänglich undurchbohrte Nephridiallappen bildet sodann Schlingen. Die Verbindungsstrecken dieser Schlingen verschwinden, jede Schlinge entwickelt sich zu einem Nephridium, nur eines, das spätere Meganephridium, bleibt mit dem Trichter in Verbindung. Das Nephridialnetz des erwachsenen Wurmes muß also erst se-

1) Vorläufige Mitteilung, 1890, Proc. Roy. Soc.

kundär durch Auswachsen von Anastomosen aus den Nephridien und Verbindung derselben untereinander zu stande kommen.

Beddard gab nun sofort zu, daß diese entwickelungsgeschichtlichen Befunde gegen seine, von Spencer und Benham geteilte, Ansicht sprechen, daß das Nephridialnetz mit zahlreichen Exkretionsporen ursprünglicher sei als die einfachen, gesonderten, segmentalen, paarigen Nephridien. Es schien ihm aber, daß diese Befunde nur das beweisen, daß sowohl paarige als diffuse Nephridien aus ähnlichen Pronephridien hervorgehen, daß beide Formen des Exkretionssystems gleich alt sind. Diese Ansicht, daß „sowohl das Plecto- als Meganephridium gleiche genetische Bedeutung" besitzen, daß beiden ein einfacher, paarig in jedem Segmente sich anlegender Strang — das Pronephridium — vorausgehen muß, war auch von Vejdovsky geäußert worden. Zu ihren Gunsten spricht nach Beddard auch die Tatsache, daß beide Formen des Nephridialsystems bei ganz nahe verwandten Tieren vorkommen, so daß von einer tiefen Kluft zwischen beiden Formen nicht die Rede sein könne.

Benham hingegen, dem die vorläufige Mitteilung von Beddard über die Entwickelung des Nephridialsystems von Acanthodrilus schon bekannt war, äußerte sich gegenüber einer anderen Deutung der ontogenetischen Befunde folgendermaßen: „For, after all, the occurrence in the ontogeny of Ac. multiporus of the paired nephridia may be merely caenogenetic, and have no meaning of an ancestral nature; it would come in the same category as the formation of the heart in mammalia from a double rudiment."

In seiner neuesten Schrift wendet sich Bergh gegen die Ansicht von Beddard und Vejdovsky, besonders scharf aber gegen die Benhamsche Annahme, daß die ontogenetischen Befunde als „merely caenogenetic" zu deuten seien. Er äußert sich so: „Man frägt die Natur, indem man sie beobachtet, um Aufklärung über die Richtigkeit oder Unrichtigkeit einer Theorie. Lautet ihre Antwort günstig, so hat die Natur richtig geantwortet; lautet sie ungünstig, so hat die Natur einfach gefälscht, und man erspart es sich aus leicht zu verstehenden Gründen, die Motive anzugeben, wegen deren sie gefälscht habe."

Ich muß in diesem Punkte Bergh recht geben, nicht weil ich etwa känogenetische Veränderungen ursprünglicher Entwickelungsvorgänge leugnete — welcher auf dem Boden der Descendenztheorie stehende Morphologe wollte nicht zugeben, daß die Entwickelungsweise eines und desselben Organs in großen natürlichen Tier-

gruppen stark variieren, also von der ursprünglichen Entwickelungsform stark abweichen kann! — sondern weil im vorliegenden Fall in der Tat für die känogenetische Deutung der besonderen Entwickelungsweise kein anderer Grund vorgebracht wird als der, daß sie mit der Theorie nicht stimmt. Es muß aber doch die Ansicht von der känogenetischen Natur eines Vorganges auch mit solchen triftigen Gründen plausibel gemacht werden können, die nicht nur in den Rahmen der zu beweisenden Theorie gehören.

Bevor ich meine eigene Ansicht in dieser schwierigen Frage äußere, muß ich der Vollständigkeit halber daran erinnern, daß auch bei den Hirudineen beide Formen, Plectonephridien und besondere, segmentale Nephridienpaare, vorkommen. Zuerst entdeckte bekanntlich BOURNE die Netznephridien bei Pontobdella. Als er mir eines seiner Präparate zeigte, war ich von der großen Aehnlichkeit des den Körper von Pontobdella kontinuierlich durchziehenden Netzwerkes von Nepridialkanälen mit den anastomosierenden großen Kanälen des mir wohlbekannten Wassergefäßsystems von Trematoden und Cestoden geradezu überrascht, und es wurde die BOURNEsche Entdeckung von mir (1884) zu Gunsten meiner theoretischen Auffassungen verwertet. Seitdem sind Netznephridien durch JOHANSSON bei vier weiteren Gattungen von Ichthyobdelliden, nämlich bei Callobdella, Piscicola, Abranchus und Platybdella, nachgewiesen worden, während bei einer fünften Gattung (Cystobranchus) metamere Paare gesonderter Nephridien vorkommen. Es sei mir gestattet, das kurze Résumé wörtlich zu reproduzieren, das JOHANSSON 1898 von den betreffenden Verhältnissen und seiner Auffassung derselben gegeben hat.

„Bei Pontobdella bestehen sie (die Nephridien) aus feinen, sehr reich verzweigten und netzförmig anastomosierenden Röhren, unter denen man gerade keine Stämme zu unterscheiden vermag. Die beiden Nephridien desselben Segmentes sind vielfach miteinander verbunden, und die Nephridien der einzelnen Segmente gleichfalls. Bei Cystobranchus hat jedes Nephridium eine vollständige Selbständigkeit erlangt und hängt weder mit dem anderen Nephridium desselben Segmentes, noch mit denen der benachbarten Segmente zusammen. Es besteht denn auch nur aus einem einzigen groben, unverzweigten Rohr. Die übrigen Gattungen stimmen in dieser Hinsicht mehr oder weniger mit Pontobdella überein; man kann jedoch stets bestimmte Stämme unterscheiden. Bei Piscicola stimmt ein Teil des Nephridiums, der viel stärker entwickelt ist als der übrige Teil, betreffs der Lage genau mit dem Nephridium von Cystobranchus überein. Pontobdella weicht

übrigens von all den anderen Gattungen dadurch ab, daß die Nephridien innere Oeffnungen haben."

Ueber die phyletische Deutung dieser Verhältnisse äußert sich JOHANSSON folgendermaßen:

„Was endlich die Nephridien betrifft, so möchte man die Annahme wahrscheinlich finden wollen, die einfachen und selbständigen Nephridien bei Cystobranchus seien ursprünglicher als die netzförmigen und untereinander verbundenen Nephridien der anderen Gattungen, da jene dem gewöhnlichen Anneliden-Typus näher stehen. Eine solche Annahme wäre indes sehr voreilig. Ein Blick auf die Figuren dürfte genügen, uns davon zu überzeugen, daß die Nephridien bei Cystobranchus eine spätere Stufe der Entwickelung repräsentieren als diejenigen bei Piscicola und daß demnach die netzförmigen Nephridien die ursprünglicheren sind."

Wie man aus dem Vorstehenden ersieht, wiederholen sich bei den Ichthyobdelliden unter den Hirudineen ähnliche Verhältnisse, wie bei den Lumbriciden und JOHANSSON hat sie auch phylogenetisch ähnlich gedeutet wie BEDDARD, BENHAM und SPENCER diejenigen der Regenwürmer. Ich möchte es meinerseits als sehr wahrscheinlich betrachten, daß sich bei den Netznephridien der Ichthyobdelliden auch ontogenetisch dieselben Zustände wiederholen, wie bei denen der genannten Oligochätengruppe, d. h. ich vermute, daß sie auch aus paarigen, getrennten, segmentalen Anlagen hervorgehen.

Bei der Diskussion der Frage nach der morphologischen Bedeutung der Plectonephridien möchte ich zunächst das integumentale Nephridialnetzwerk der Eudriliden (Libyodrilus) behandeln. Ich stimme BEDDARD und VEJDOVSKY durchaus zu, wenn sie gewisse Verhältnisse von Allolobophora zur Erklärung herbeiziehen. Ich erteile VEJDOVSKY selbst das Wort. „Der Ausführungsgang des Nephridium persistiert bei Allolobophora lange in dem Hautmuskelschlauche; in den entwickelten Würmern zeigt er reichliche Verzweigungen, die wohl mit dem Netzwerke von Libyodrilus homolog sind. Bei dem letzteren und wohl bei den meisten ‚plectonephrischen' Regenwürmern fehlt die voluminöse kontraktile Endblase, indem sie durch zahlreiche Seitenkanäle des Ausführungsganges ersetzt ist."

Es handelt sich also, um ein Schlag- oder Stichwort einzuführen, bei diesen Formen wahrscheinlich um mehr oder weniger weitgehende Deltabildung der Kanalmündung. Bei Libyodrilus würde diese Deltabildung so weit gehen, daß das Delta der einen Kanalmündung in das benachbarter Mündungsgebiete übergreift.

Was nun die Deutung der über den Entwickelungsmodus der anderen diffusen Nephridien von Lumbriciden ermittelten Tatsachen anbetrifft, so pflichte ich BERGH durchaus bei. Es ist kein Grund zu einer känogenetischen Interpretation derselben vorhanden. Die Netznephridien legen sich getrennt, paarig und segmental an, und es sind sowohl die Vermehrung der Zahl ihrer Oeffnungen als ihre netzförmige Verbindung miteinander sekundäre Erscheinungen. Die Verhältnisse sind auch phylogenetisch so zu deuten. Für eine genauere Deutung des Netzwerkes aber muß sein ontogenetisches Zustandekommen unbedingt noch genauer erforscht werden.

Das alles zugegeben, scheinen mir die Netznephridien der Anneliden trotzdem zu Gunsten der Einheitstheorie zu sprechen. Von welchem Zustande leiten wir denn das Nephridialsystem ab? Wir leiten es ab von einem Platodennetznephridium, ähnlich dem von Gunda segmentata, das durch paarige, segmental angeordnete Ausführungskanäle nach außen mündet. Bei anderen Tricladen mit weniger deutlich metamerer Anordnung der Organe sind auch die Ausführungsgänge des Wassergefäßsystems nicht deutlich metamer angeordnet. Auch bei Nemertinen gibt es bekanntlich Formen, bei denen das Nephridialsystem jederseits mehrere aufeinander folgende Ausführungsgänge besitzt, die aber, soviel man bis jetzt weiß, nirgends streng metamer angeordnet sind und sich auch rechts und links der Zahl nach gewöhnlich nicht entsprechen. Interessant ist das von MONTGOMERY und BÖHMIG[1]) beobachtete Vorkommen mehrerer getrennter Nephridien bei Nemertinen, das besonders genau von BÖHMIG (1893) bei Stichostemma graecense untersucht worden ist. Bei einem der größeren Exemplare, die BÖHMIG untersuchte, fand er rechts 9, links 8. Sie liegen hintereinander und sind ungleich lang. Ein

1) Aus den Untersuchungen von BÖHMIG wird mehr als je die große Uebereinstimmung der Terminalapparate des Nephridialsystems der Nemertinen mit den terminalen Wimperzellen des Wassergefäßsystems der Platoden ersichtlich. Bei Geonemertes besteht jeder Terminalapparat nur aus einer Zelle, so daß die Uebereinstimmung vollständig ist. Bei Stichostemma graecense bilden 2 bis 4 Terminalzellen den Verschluß des die Wimperflamme enthaltenden Trichters, so daß also alle Uebergänge bis zu den gewöhnlichen Formen bekannt sind, wo die Wand des Terminalapparates ein mehrzelliges Epithel ist. Aus den Abbildungen der Endkanäle von Stichostemma und Geonemertes, die BÖHMIG gibt, geht überdies hervor, daß ihr Lumen jedenfalls an den meisten Stellen intracellulär ist.

kleines Exemplar besaß jedoch nur ein Paar Nephridien. Nach BÖHMIG gehen die zahlreichen Nephridien durch Kontinuitätsunterbrechung aus den einfachen hervor, und er hat solche Stellen, wo die Unterbrechung stattfindet, direkt ermittelt.

Diese Verhältnisse interessierten mich, als ich mit ihnen bekannt wurde, deshalb besonders, weil ich in meinen theoretischen Ausführungen über die Entstehung der Annelidenmetamerie angenommen hatte, daß durch ganz ähnliche Kontinuitätsunterbrechungen aus einem Wassergefäßsystem, ähnlich dem von Gunda, die paarigen, metamer angeordneten, isolierten Nephridialbäumchen der unmittelbaren Annelidenvorfahren hervorgegangen seien.

Die Entwickelung des Nephridialsystems ist leider auch bei den Nemertinen ganz ungenügend bekannt. BÜRGER sagt darüber:

„Die Exkretionsorgane entstehen, wie das beim Pilidium und bei der DESORschen Larve (von Hubrecht) beobachtet wurde, als geräumige Ausstülpungen des Ektoderms und treten bei ersterem an der Grenze von Vorderdarm und Larvenhaut, bei letzterer am Vorderdarm selbst auf. Sie schnüren sich vollständig von ihrem Mutterboden ab, so daß die ursprüngliche Ausmündung verloren geht und die definitiven Ausführgänge Neubildungen vorstellen müssen, die in der Hauptsache durch neue Sprosse der Exkretionsgefäße zu stande kommen werden, denen aber auch Einstülpungen des Epithels entgegenkommen mögen."

Dieser Befund läßt sich nun theoretisch kaum irgendwie ververwerten.

Für die Theorie wäre es von der allergrößten Bedeutung, zu wissen, wie das Nephridialsystem von Gunda mit seinen metameren Mündungskanälen, wie überhaupt das Plectonephridialsystem der Tricladen mit seinen zahlreichen Ausführungsgängen ontogenetisch sich bildet. Leider wissen wir darüber gar nichts und wir sind vorderhand auf Mutmaßungen angewiesen. Die nächstliegende Vermutung ist nun doch wohl die, daß das Wassergefäßsystem der Tricladen aus so vielen gesonderten Anlagen (Einstülpungen des Ektoderms?) hervorgeht, als (bei Gunda metamer und paarig angeordnete) Ausführungsgänge vorhanden sind, daß sich diese Anlagen frühzeitig zu ebensovielen Wassergefäßbäumchen verästeln, deren Hauptstämme dann sekundär jederseits miteinander durch Anastomosen in Verbindung treten. Die Entwickelung würde also ganz ähnlich erfolgen, wie beim Tracheensystem der Insekten, das in seinem Aufbau überhaupt so weitgehende Analogien zu ihm dar-

bietet [1]). Sie würde aber auch, wenigstens mit Bezug auf die Zahl, das gesonderte Auftreten und die Anordnung der Anlagen, ganz ähnlich erfolgen, wie beim Plectonephridialsystem der Anneliden. In Verfolgung dieses Gedankenganges gelangt man dazu, die Annahme als wenigstens der Beachtung und Prüfung in hohem Grade wert zu halten, daß die Tendenz der Annelidennephridien zur Verästelung und in einigen Fällen zur Anastomosenbildung eine uralt überlieferte Neigung ist, die häufig nicht mehr zur Betätigung gelangt, vielfach aber, ich will unentschieden lassen, ob **„noch"** oder **„wieder"**, aufflackert und gelegentlich sogar zur Herstellung eines altertümlichen Nephridialnetzes führen kann.

Man darf bei aller Würdigung der ontogenetischen Tatsachen, die auch mir ganz unerläßlich erscheint, ihnen doch nicht mehr Bedeutung beimessen, als sie verdienen. Ein verästeltes und gar mit einem anderen anastomosierendes Organ kann doch ganz wohl von einem anderen ebenfalls verästelten und anastomosierenden Organ abgeleitet werden, auch dann, wenn es sich wie dieses aus einer einfachen, unverästelten Anlage entwickelt. Auch ein unverästeltes Organ darf gewiß von einem verästelten abgeleitet werden, wennschon es in seiner Entwickelung kein verästeltes Stadium mehr durchläuft, die Bildung der Zweige eben ontogenetisch unterbleibt. Gesetzt den Fall, es findet sich bei einem höheren Tracheaten ein lokalisiertes Paar Atmungsorgane, jedes Organ durch ein Stigma nach außen mündend. Bei verwandten niederen Formen aber findet man an seiner Stelle ein Paar untereinander und mit dem übrigen Tracheensystem anastomosierender

1) Die Idee nimmt mich immer mehr gefangen, daß es sich hier nicht um eine bloße Analogie handelt, sondern daß das Tracheensystem das wahre Homologon des Nephridialsystems und Wassergefäßsystems ist. Trägt man dem angestammten histologischen Charakter der Arthropoden, der sich in der Kutikularisierung aller Derivate des Ektoderms und in der Unterdrückung aller Cilienbildungen ausprägt, gebührende Rechnung, so zeigt sich eine sehr weitgehende Uebereinstimmung zwischen dem Tracheensystem z. B. eines Insektes und dem Wassergefäßsystem von Tricladen z. B. von Gunda: Verästelung, Anastomosenbidung, intercelluläres Lumen der weiteren Kanäle, intracelluläres der Kapillaren, verästelte Terminalzellen. Auch Goodrich denkt in einer kurzen Bemerkung an die Möglichkeit einer Homologie.

Tracheenbäume. Nehmen wir an, alles übrige spreche dafür, daß beide Organe homolog sind. Dann wird auch der eingefleischteste Embryologe wohl kaum den Nachweis verlangen, daß in der Ontogenie dem lokalisierten gesonderten Organ das reich verästelte und anastomosierende vorausgehe und daß sich dann erst sekundär die Anastomosen und peripheren Zweige wieder rückbilden, die Hauptäste sich verkürzen etc.

Und dann muß man auch bedenken: Wie kann sich denn überhaupt ein verästeltes Organ oder ein Anastomosennetz ontogenetisch entwickeln? Wird es plötzlich als solches in situ entstehen? So etwas ist doch bei einem eigenwandigen selbständigen Kanalsystem nirgends beobachtet worden. Verästelte Organe (Gastrokanalsysteme, Drüsen, Atmungsorgane) entstehen erfahrungsgemäß entweder dadurch, daß eine einfache Organanlage bei fortschreitendem Wachstum nach verschiedenen Seiten Knospen treibt, die sich selbst wieder verästeln oder dadurch, daß die Wand der fortwachsenden und sich vergrößernden Organanlage von außen her eingestülpt und eingefaltet wird. Beide Prozesse laufen vielfach nebeneinander her und es ist oft schwer zu entscheiden, welcher von beiden der intensivere, der formbildendere ist. Die einfache Anlage eines kompliziert verästelten Organs vermag uns deshalb über die jüngste Vergangenheit desselben keine Auskunft zu erteilen, höchstens über die älteste Vorgeschichte. Sollte das Nephridialsystem sich als ektodermale Bildung erweisen, so würde die erste Anlage eines Nephridialbäumchens in Form einer sich in die Tiefe senkenden Zellreihe vielleicht an die Zeit erinnern, wo sich bei den Vorfahren der Platoden in das Parenchym versenkte Hautdrüsen-Zellreihen zu einem Wassergefäßsystem umzugestalten begannen [1]).

Vielleicht aber gibt man die Wahrscheinlichkeit meiner Ver-

1) Die von mir vertretene Auffassung, daß das Wassergefäßsystem phylogenetisch aus einem stark entwickelten Hautdrüsensystem hervorgegangen ist, muß besonders auch von dem Gesichtspunkte des angestammten histologischen Charakters der Platoden gewürdigt werden. Es kommt hier die ausgesprochene Neigung so vielfacher Derivate des Ektoderms in Betracht, sich tief in das Parenchym zu versenken. Wenn ich nicht irre, hat Blochmann die sehr bestechende Ansicht geäußert, daß die terminalen Wimperzellen als selbst wieder in das umgebende Parenchym eingesenkte wimpernde Epithelzellen der Wandung der Wassergefäßkanäle zu betrachten seien. (Vergl. Fig. 4, p. 110.)

mutung gar nicht zu, daß das Nephridialsystem von Gunda durch Anastomosenbildung zwischen sich getrennt und metamer anlegenden Paaren von Nephridialbäumchen entstehe. Vielleicht setzt man — es liegen schon Andeutungen nach dieser Richtung vor — meiner Vermutung die andere gegenüber, daß die vielfachen Mündungen des Wassergefäßsystems der Tricladen sekundäre Bildungen seien, etwa den sekundären Porenkanälen der Längsstämme des Wassergefäßsystems mancher Cestoden vergleichbar, die in dieser Beziehung einen Parallelfall zu jenen Oligochäten darbieten, welche neben einem Nephridialnetz mit vielen Poren ein Meganephridium mit primärer Hauptöffnung besitzen. Der primären Hauptöffnung des Meganephridiums würde die Oeffnung der kontraktilen Hauptblase am Hinterende der Proglottis analog sein. Allein die zweite Vermutung, die nämlich, daß die vielfachen Mündungen des Tricladennephridialsystems sekundäre seien, ist doch deswegen weniger wahrscheinlich als die erste, weil von einer primären Mündung absolut nichts bekannt ist, weil jene vielfachen Mündungen die einzigen sind, die überhaupt vorkommen und, soviel man weiß, zudem alle unter sich gleich sind.

Ich verzichte hier darauf, kritisch zu untersuchen, wie sich die Resultate der entwickelungsgeschichtlichen Beobachtungen zu der von mir verteidigten Einheitstheorie verhalten. Da die Ontogenie des Wassergefäßsystems der Platoden so gut wie unbekannt ist, so fehlt der vergleichenden Ontogenie zur Zeit noch das tertium comparationis. Was die Polychäten anbetrifft, über deren Ontogenie in den letzten Jahren so eingehende und subtile Arbeiten von hervorragender Bedeutung erschienen sind, so haben diese Arbeiten gerade über das Nephridialsystem am wenigsten Auskunft gebracht. Ueber die erste Entstehung der Larvenniere weiß man gar nichts, und auch die Angaben über die erste Entwickelung der definitiven Nephridien sind sehr lückenhaft und ungenügend. Die ältere Arbeit von E. Meyer aus dem Jahre 1887 bleibt in dieser Beziehung immer noch unerreicht und unübertroffen. Am wichtigsten erscheint mir unter den neueren Befunden derjenige von Ed. Meyer (1901), nach welchem bei Polygordius ein scharfer morphologischer Gegensatz zwischen Larvennephridium und Rumpfnephridien überhaupt nicht besteht. Die Kopfniere gehört als erstes larvales Nephridienpaar in die Region des vordersten 1. (Hatschek entgangenen) Segmentes. Das zweite larvale Nephridienpaar wiederholt das erste für das 2. Körpersegment. „Mit Ausnahme des Endapparates beurkundet das zweite Paar

Larvennieren durchaus übereinstimmende Struktur- und Lageverhältnisse, wie die weiter folgenden, definitiven Nephridien." Der ganze Unterschied zwischen den „Metanephridien" und dem zweiten Paar Larvennieren besteht nur darin, daß sie anstatt blindgeschlossener Endzellen offene Nephrostomata besitzen. Bekannt-

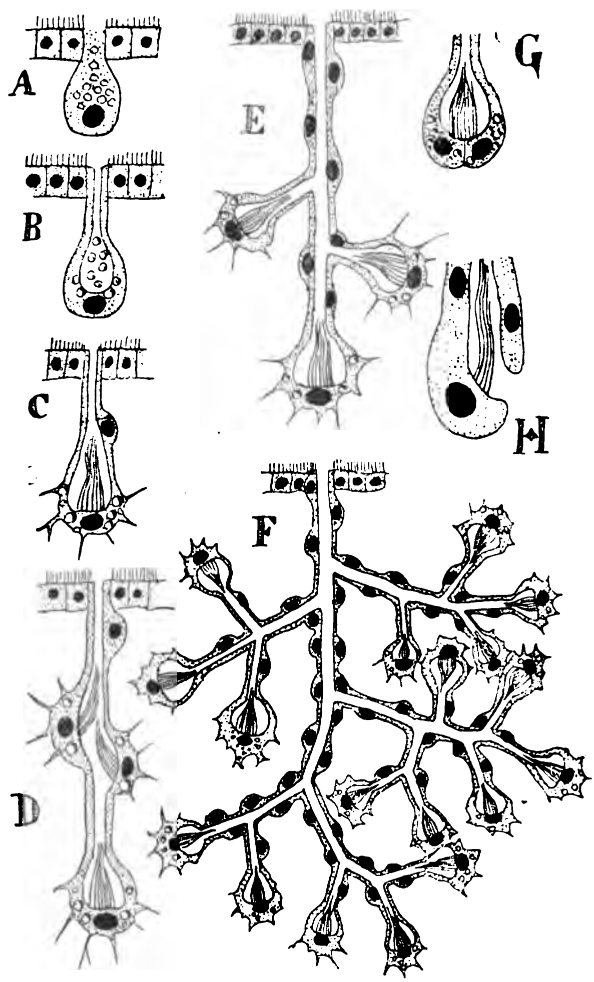


Fig. 4. A einzellige Hautdrüse, B ebensolche mit intracellulärem Lumen, C bewimperte subepitheliale Drüsenzelle mit intracellulärem Lumen des einzelligen Ausführungsganges, supponierter Ausgangspunkt für die Bildung des Wassergefäßsystems, D—F supponierte Ausbildungsstadien des Wassergefäßsystems, G bewimperter zweizelliger Endkolben, H einfaches Nephrostoma.

lich ist GOODRICH zu einem ganz übereinstimmenden Resultate gelangt.

Viel eingehender als bei den Polychäten sind die Untersuchungen über die Entwickelung des Nephridialsystems der Oligochäten und Hirudineen. Auf diesen Gebieten haben Forscher von hervorragendem Geschick und scharfer Beobachtungsgabe viel wertvolles Material zu Tage gefördert. Aber sie sind noch keineswegs — es hängt dies wohl auch mit der schwierigen Deutung der so subtilen Strukturverhältnisse zusammen — zu einer Verständigung gelangt, und gerade in den wichtigsten Punkten fehlt die Uebereinstimmung.

Noch kürzlich haben BERGH und VEJDOVSKY, unstreitig erste Kampionen auf dem vorwürfigen Gebiete, der erstere als Gegner der Einheitstheorie (die Bezeichnung rührt von ihm her) fast allein dastehend, was seinen Mut nur zu stählen scheint, der letztere besonnener Anhänger derselben, sich über Hauptfragen, die Entwickelung der Segmentalorgane der Oligochäten betreffend, die Köpfe rot ereifert. BERGH sagt (1899):

„Wirkliche Tatsachen, die für die eben besprochene Theorie (die Einheitstheorie) sprechen könnten, hat seit meinen früheren Arbeiten hierüber, soviel ich weiß, nur VEJDOVSKY beizubringen versucht, nämlich teils die vermeintliche Abgliederung der Segmentalorgane von einem kontinuierlichen, ektodermalen Nephridialstrang bei Lumbriciden, teils das vermeintlich ursprüngliche Geschlossensein der Trichterhöhle (der „Vakuole") bei Rhynchelmis. Ich habe aber, was den ersten Punkt betrifft, nachgewiesen, daß VEJDOVSKYS Beobachtungen absolut nichts beweisen; was die zweite Sache betrifft (die Bildung des Trichters), so sind seine Untersuchungen nach den hier vorgelegten Beobachtungen entschieden unvollständig und teilweise unrichtig, letzteres gerade, was das Geschlossensein anbelangt. Nach alledem sehe ich auch hier nicht die geringste Veranlassung, den früher von mir vertretenen Standpunkt zu verlassen oder zu modifizieren."

Aber auch VEJDOVSKY besteht (1900) in seiner Erwiderung auf der Richtigkeit seiner Angaben. Er schließt seine Mitteilung mit der Bemerkung ab:

„daß BERGH völlig im Recht ist, wenn er eine Revision seiner und anderer Untersuchungen über die Entstehung nicht nur des Trichters, sondern auch des ganzen Nephridialapparates der Annulaten überhaupt für notwendig erachtet".

Wenn dem so ist, und besser als die beiden genannten Herren

kann das ja niemand wissen, so wird es wohl erlaubt sein, vorläufig mit dem vorwiegend aus vergleichend-anatomischem Material aufgebauten, provisorischen Gebäude der Einheitstheorie vorlieb zu nehmen, uns in demselben wohnlich einzurichten und in ihm weiter zu arbeiten, bis das ontogenetische Material an Bausteinen verwendbar sein wird. Dann wird es sich zeigen, ob diese Bausteine zur Reparatur, Befestigung und zum weiteren Ausbau des provisorischen Gebäudes geeignet sind, oder ob sie so beschaffen sind, daß man das alte abbrechen und aus dem ganzen alten und neuen Material ein neues Gebäude konstruieren muß.

4. Annelidenlarve und Annelid.

Ueber dieses Thema kann ich mich nach den vorausgehenden weitläufigen Erörterungen kurz fassen.

Ich habe die Frage verneint, ob die Entwickelung des Annelids aus der Trochophoralarve als ein Knospungsprozeß, d. h. als ein Vorgang ungeschlechtlicher Fortpflanzung, der Annelidenkörper als eine lineare, polymorphe Tierkolonie aufgefaßt werden könne.

Gegenüber der KLEINENBERGschen Theorie von der Entstehung des Annelids aus der medusenähnlichen Larve durch Vorgänge der Substitution habe ich mich wo möglich noch ablehnender verhalten.

Für mich ist der Annelidenkörper nach wie vor gleichwertig einem einzigen Tubellarienindividuum, in welchem sich durch regelmäßige Anordnung und Wiederholung der Organe in zwei seitlichen Reihen ein metamerer Zustand ausgebildet hat.

Ich erblicke somit in der Entwickelung der Trochophoralarve zum Annelid und in der Entwickelung der MÜLLERschen Larve zu der Seeplanarie zwei ganz analoge Vorgänge.

Was der Polychätenmetamorphose ihren besonderen Stempel aufdrückt, ist der Umstand, daß bei der Entwickelung mittelst auf frühen Entwickelungsstadien selbständig werdender, zur Ausbreitung bestimmter Larven der ganze langgestreckte Annelidenkörper nicht auf einmal gebildet werden kann. Es eilt in der Entwickelung derjenige Körperteil, der die zum Leben notwendigsten Organe enthält, weit voraus. Dieser Teil ist das Vorderende mit seinen Sinnesorganen und dem zugehörigen Nervensystem, mit seinem Mund, Schlund und Vorderteil des Darmes, mit dem vordersten Nephridienpaar (der sogen. Kopf- oder Urniere) und mit dem altererbten

Lokomotionsorgan der freischwimmenden Larve, dem Prototroch, u. s. w. Dazu kommt vom Hinterende der Enddarm mit After. Der ganze übrige Großteil des Körpers, das gegliederte Soma, ist zunächst nur in der ersten embryonalen Anlage vorhanden. Es entwickelt und differenziert sich im Anschluß an das Vorderende des Körpers nur sukzessive und allmählich von hinten nach vorn nach Maßgabe der ihm vom schon funktionsfähigen Vorderkörper zur Verfügung gestellten Nahrung, die dieser frühzeitig aus eigener Kraft beschaffen muß. Der Vorgang, der sich am fortwachsenden Schwanzende abspielt, ist also wirklich, ganz streng genommen, ein Vorgang der fortgesetzten, gewissermaßen verspäteten embryonalen Entwickelung. Das dort befindliche Bildungsgewebe ist embryonales Gewebe, und speziell die Polzellen des Mesoderms sind aus dem frühen Stadium der Furchung zurückbleibende Zellen, die ihren embryonalen Charakter und ihre formative Potenz, solange sie existieren, beibehalten.

Da sich von der embryonalen Bildungszone am fortwachsenden Schwanzende aus ein zunächst innerlich, dann auch äußerlich typisch metamer gegliedertes Soma zu entwickeln hat, so wird der Anschein erweckt, als ob es sich um eine terminale Knospung von im Zusammenhang bleibenden Wurmindividuen (Metameren) handelte.

Wenn, wie es den Anschein hat, bei den langgestreckten Nemertinen das Wachstum des Körpers am Hinterende geschieht, so ist das in der Tat derselbe Vorgang wie bei den Anneliden.

Von hohem Interesse wäre es, zu erfahren, wie und wo das Wachstum des Körpers bei solchen langgestreckten Formen geschieht, bei denen der Mund und Pharynx hinten liegt. Deutliche Auskunft werden freilich nur solche Formen erteilen, die eine Metamorphose durchmachen, bei denen frühzeitig in der Entwickelung eine freischwärmende Larve gebildet wird. Denn bei den Formen mit direkter Entwickelung kann, da reichlich Nahrungsdotter vorhanden und die Ausbildung des Rumpfes nicht von dem Nahrungserwerb des larvalen Vorder- resp. Hinterkörpers abhängig ist, die Entwickelung des Gesamtkörpers eher gleichzeitig erfolgen. Es ist ja bekannt, daß auch bei denjenigen Annulaten, welche dotterreiche Eier besitzen, die Ausbildung des gegliederten Soma oft fast gleichzeitig geschieht, obschon sicher anzunehmen ist, daß das terminale Wachstum schon den langgestreckten Vor-

fahren der Anneliden eigen war. Die metabolische Entwickelung, die jenes terminale Wachstum meiner Ansicht nach bedingt, halte auch ich, verglichen mit der direkten, für die ursprüngliche Entwickelungsform nicht nur der heutigen Anneliden, sondern auch ihrer turbellarienähnlichen Vorfahren.

Unter den Turbellarien kommt, so viel bekannt, die metabolische Entwickelung nur innerhalb der Abteilung der Polycladen vor. In dieser gibt es nun allerdings eine Gruppe, wo der Mund mit Pharynx im langgestreckten Körper weit hinten, nahe am Hinterende, doch von diesem durch den Kopulationsapparat getrennt, liegt. Es ist die Gruppe der bandförmigen Cestoplaniden, deren Habitus fast nemertinenähnlich zu nennen wäre, wenn der Körper nicht viel flacher und zarter wäre als bei diesen. Leider ist die Entwickelung der Cestoplaniden unbekannt. Wenn bei ihnen Larvenentwickelung vorkommen sollte, so wäre es von höchstem Interesse, zu erfahren, in welcher Weise sich das langgestreckte, in seinem größten Teile präoral gelagerte, pseudometamere Soma entwickelt. Ich vermute, auch durch eine Art terminalen Wachstums. Die Bildungszone kann aber hier nicht hinten am Körper liegen. Wahrscheinlich liegt sie vorn am Körper in der Gegend unmittelbar hinter dem Gehirn und Augenbezirk. Hier wird wohl der Hauptdarm immer weiter nach vorn auswachsen und hier werden wohl sukzessive vor den schon gebildeten neue Darmäste aus ihm rechts und links hervorwachsen, wird der Körper sich von vorn nach hinten differenzieren; gerade umgekehrt wie bei den Anneliden, wo hinter den schon gebildeten segmentalen Organen aus der präanalen Bildungszone immer neue angelegt werden und der Körper sich von hinten nach vorn fortschreitend differenziert.

Der Larvenkörper der Anneliden, aufgefaßt als embryonales Annelid, an dem vorläufig nur das zur selbständigen Existenz und zum Schwärmen Notwendigste funktionsfähig ausgebildet ist — es handelt sich, abgesehen vom After, ausschließlich um Organe des Kopfendes des Körpers — besitzt in dem Prototroch und in den mit diesem zusammenhängenden Gebilden ein der freischwimmenden Lebensweise angepaßtes spezifisches Larvenorgan. Ein solches Prototroch war nach unserer Meinung sicherlich kein Attribut des erwachsenen Körpers der turbellarienähnlichen Vorfahren der Anneliden. Wohl aber ist es gewiß als Larvenorgan ein uraltes Gebilde, d. h. es war schon bei der Larve der Stammform vorhanden.

Ich komme hier auf eine prinzipielle Seite der ganzen Frage

zu sprechen, die ich selbst schon wiederholt erörtert habe, so daß ich mir hier eine längere Diskussion ersparen darf. Ich habe schon oft gegen diejenige Auffassung der Ontogenie polemisiert, die in den Larvenstadien einer Tierform ohne weiteres die getreue Reproduktion ihrer Stammform erblickt. In dieser rasch reproduzierten Ahnenreihe ragt dann selbstverständlich als eine besonders prägnante Persönlichkeit der Stammvater des Geschlechtes hervor. So ist die Trochophora das flüchtig auftauchende Bild des Ahnherrn des mächtigsten Geschlechtes der Geringelten, das jetzt die Welt beherrscht; die Rotatorien ihrerseits aber sind stolz darauf, in ganz direkter Linie von jenem Ahnherrn abzustammen und zugleich seine altaristokratische vornehme Einfachheit beibehalten zu haben. Gewisse Nörgeler aber wagen zu zweifeln und machen kein Hehl aus ihrer Ansicht, daß die Rotatorien, weit entfernt, altem, aber verschämt armem Adel anzugehören, modernes Proletariervolk seien, das von der Hand in den Mund lebt und das man in der guten alten Zeit gar nicht gekannt habe. Mit Claus und Dohrn habe ich selbst häretisch an der Echtheit des berühmten Naupliusbildes gezweifelt, das den ehrwürdigen Stammvater derer vom Spaltfuß darstellen soll.

Mit Bezug auf diesen letzteren Punkt scheint die Verständigung gekommen zu sein. Man anerkennt wohl jetzt ziemlich allgemein, daß die ursprünglichen Crustaceen gestreckte, vielgliedrige, ziemlich homonom segmentierte Formen waren, die in den heutigen Phyllopoden ihre nächsten Verwandten besitzen und die selbst schon in ihrer Entwickelung ein naupliusähnliches Stadium durchliefen. Auch die heutigen Copepoden haben mancherlei ursprüngliche Merkmale, allein gegenüber den Phyllopoden erweisen sie sich hauptsächlich in der Reduktion der Segmentzahl, in der Verkürzung des Herzschlauches, in der Konzentration des Nervensystems und wohl auch in dem Fehlen der zusammengesetzten Augen als weniger primitiv. Sie stehen zu der Urform der Krebse und zur Naupliuslarve in einem ähnlichen Verhältnisse, wie etwa Dinophilus oder Ophryotrocha zu der Stammform der Anneliden und zur Trochosphaeralarve. Würde einmal die Existenz einer Gruppe naupliusähnlicher Krebse entdeckt werden, so würde ich dieser Gruppe innerhalb der Crustaceen eine ähnliche Stellung anweisen, wie den Rotatorien innerhalb der Würmer.

Daß die vielgliedrigen, selbst schon hochorganisierten Urkrebse von chätopodenähnlichen Vorfahren abgeleitet werden müssen, darüber herrscht wohl so ziemlich Einigkeit. Die Konsequenz

davon ist, daß auch ihre Entwickelungsstadien auf Entwickelungsstadien der chätopodenähnlichen Stammformen zurückgeführt werden müssen, vor allem der Nauplius auf die Trochophora. In dieser Beziehung brauche ich bloß zu wiederholen, was ich in meinem Lehrbuch der vergleichenden Anatomie 1889 und schon vorher gesagt habe:

„Der Nauplius ist also auf eine Trochophoralarve zu beziehen, in welche schon Krebscharaktere zurückverlegt sind, sie ist ungegliedert, enthält die Anlagen des vorderen Kopfteils der erwachsenen Krebse mit dem Munde und die Anlage des hintersten Leibesendes mit dem After. Zwischen beiden liegt eine embryonale Bildungszone, von der aus bei der Weiterentwickelung der Larve sich der übrige Körper anlegt und wie bei den Anneliden von hinten nach vorn fortschreitend differenziert. Der Nauplius ist eine typische Krebslarve; die Vorfahren der Krebse besaßen noch keine typische Naupliuslarve, noch weniger stammen sie von einer naupliusähnlichen Stammform ab.“

Auf die Begründung dieser Thesen komme ich nicht zurück. Ich habe aber früher einen wichtigen Punkt nicht genügend akzentuiert, den nämlich, daß das frühzeitige Auftreten der Krebsgliedmaßen bei der der Trochophora entsprechenden Krebslarve in Verbindung zu bringen ist mit dem allgemeinen histologischen Charakter nicht nur der Krebse, sondern überhaupt aller Arthropoden, der sich in diesem Organisationstypus frühzeitig ausgebildet und so fest eingewurzelt hat, daß eine Abweichung von dem traditionellen Gebahren ein Ding der Unmöglichkeit zu sein scheint. Ich habe einen positiven und einen negativen Charakterzug, die aber miteinander zusammenhängen, im Auge, nämlich 1) die exquisite Neigung zur Kutikularisierung bei allen Epithelien und 2) die Impotenz des Arthropodenepithels oder überhaupt der Arthropodenzelle, bewegliche Wimperhaare zu bilden. Diese Impotenz erklärt das Verschwinden des Prototrochs und der damit in Zusammenhang stehenden Organisation und das kompensatorische, in den Dienst der Larvenausbreitung sich stellende frühzeitige Auftreten der Krebsschwimmfüße.

In ähnlichen Beziehungen, wie die Crustaceen zu den Chätopoden, stehen nun nach meinem Dafürhalten die Anneliden zu den Turbellarien, speziell zu solchen Turbellarien, bei denen die inneren Organe schon metamer gruppiert sind. In konsequenter Verfolgung unserer Prinzipien gelangen wir also auch dazu, die Larve der ersteren auf die Larve der letzteren und die Entwickelung der Trochophora zum Annelid durch eine Art terminaler Knospung u. s. w. auf die Entwickelung einer langgestreckten, metameren

Turbellarienform (mit dem Mund am Vorderende) aus der Larve durch terminales Wachstum zurückzuführen. Von diesem Standpunkt gewinnt die Müllersche Polycladenlarve, als die einzige bekannte Turbellarienlarve, eine hervorragende Bedeutnng, und es wäre dringend zu wünschen, daß ihre Entwickelung und ihr feinerer Bau einer erneuten subtilen Untersuchung unterzogen würde. Schon ältere Embryologen, namentlich Balfour, haben ihre Bedeutung erkannt. Von den neueren Morphologen hat, soviel ich weiß, nur Thiele (1891) ihre hohe morphologische Wichtigkeit in vollem Maße gewürdigt.

Unser Gesichtspunkt ist also, analog dem für die Naupliuslarve eingenommenen, folgender. In dem Maße, wie sich ganz allmählich die Organisation der turbellarienähnlichen Vorfahren der Anneliden in die Annelidenorganisation verwandelte, in demselben Maße und im selben Schritt und Tritt nahm die Turbellarienlarve den Charakter der typischen Trochophora an.

Immer von demselben Gesichtswinkel aus müßten wir dann versuchen, für die Turbellarien selbst wieder Anknüpfungspunkte nach unten zu suchen. Diese Anknüpfungspunkte fand ich und finden mehrere Forscher in den Cölenteraten, speziell in den Ctenophoren und es würde unsere Aufgabe sein, auch die Turbellarienlarve auf ähnliche Stadien in der Cölenteratenentwickelung und überhaupt die Turbellarienentwickelung auf die Cölenteratenentwickelung zurückzuführen.

Mit diesen Ausführungen dürfte unser alter Standpunkt neuerdings genügend markiert sein. Zur Charakteristik einer Tierart gehören alle Formenzustände, die sie durchläuft, bis wieder der gleiche Zustand erreicht ist, bis der Zyklus wieder geschlossen ist. Bei dem Versuch der phylogenetischen Ableitung einer Tierform ist nicht einfach das erwachsene Tier von der Larve abzuleiten, sondern es ist der ganze Entwickelungskreis einer Form auf den ganzen Entwickelungskreis einer anderen zurückzuführen. Wenn ich nicht irre, hat besonders auch Samassa auf die Notwendigkeit dieses Verfahrens aufmerksam gemacht und treffend von einer „Phylogenie der Ontogenien“ gesprochen. Von solchen Gesichtspunkten aus decken sich vielfach vergleichende Anatomie und Ontogenie, indem letztere sich als vergleichende Anatomie korrespondierender Entwickelungsstadien betätigt.

Mein Standpunkt ist nach alledem auch bei der Beurteilung ganz früher Entwickelungsstadien, etwa der Furchungsstadien ge-

geben. Besonders Whitman und Wilson und ihre Schüler, sodann in neuerer Zeit in hervorragender Weise Eisig, haben auf die weitgehende Uebereinstimmung gewisser Furchungsstadien bei sehr verschiedenen Gruppen des Tierreichs (z. B. Ctenophoren, Polycladen, Anneliden, Gastropoden, Lamellibranchier) hingewiesen. Es handelt sich nicht nur um eine gewissermaßen zufällige Aehnlichkeit, die durch einen ähnlichen Furchungsverlauf bedingt wird, sondern zweifellos um fundamentale morphologische Uebereinstimmungen, um Homologien von Furchungszellen von ganz bestimmter Valenz, die ihre große phylogenetische Bedeutung haben. Wilson nennt das „ancestral reminiscence“. Ich unterschreibe in dieser Beziehung alles, was Eisig in seinen lichtvollen und durchdachten Ausführungen in Uebereinstimmung mit Wilson, Conklin u. a. sagt. Allein in der phylogenetischen Deutung der weitgehenden Uebereinstimmung kann ich Eisig nicht beipflichten. Eisig geht so weit, in den betreffenden Furchungsstadien Reminiszenzen einer gemeinsamen Stammform zu erblicken, während ich in ihnen nur Reminiszenzen an Furchungsstadien (also an Entwickelungsstadien) gemeinsamer Stammformen erkennen kann. Ich stimme in dieser Beziehung mehr mit Wilson überein, der den Ausdruck „ancestral reminiscence“ gebraucht um „to denote any feature of development, the meaning of which is only appearant in the light of earlier historical conditions, whether of the adult or of the embryo“. Die oben erwähnten, die Furchungsstadien betreffenden Tatsachen „may well give us hope that, when the comparative study of cell-lineage has been carried further, the study of the cleavage-stages may prove as valuable a means for the investigations of homologies and of animal relationships as that of the embryonic and larval stages“. So wenig ich aber Rabl beipflichten kann, wenn er sich vorstellt, daß alles was aus den Polzellen des Mesoderms bei den Anneliden hervorgeht, einst in einer Vorfahrenform durch ähnlich gelagerte Geschlechtszellen in der Zweizahl oder doch in sehr geringer Zahl repräsentiert war, vielmehr in diesen Polzellen embryonale Furchungszellen erblicke, die infolge der besonderen Entwickelungsweise des Annelidenkörpers (Bildung desselben durch die vermeintliche terminale Knospung) sich noch lange erhalten und nach Art embryonaler Makromeren noch lange und immer wieder neues Zellmaterial liefern müssen; so wenig glaube ich, daß irgend ein Organ, das aus einer bestimmten, charakteristischen Furchungszelle hervorgeht, irgendwie einmal in dieser oder ganz

ähnlicher Form existiert habe. Aufschluß über diese Fragen wird, wie ich glaube, erst eine ganz genaue Vergleichung der Entwickelungsgeschichten der Polycladen und der verschiedenen Cölenteraten unter genauer Eruierung des Zellenstammbaumes des Körpers dieser Tiere liefern. Ich glaube, diese Untersuchung wird der von WILSON, E. MEYER, mir und anderen vertretenen teloblastischen Auffassung recht geben, aber zur Zeit haben auch wir noch keine genügenden Anhaltspunkte, um zu beurteilen, durch welche Organe oder Komplexe geweblicher Elemente in der weit zurückliegenden ältesten Metazoenstammform die verschiedenen als Teloblasten gedeuteten Blastomeren der Furchungsstadien der Bilaterien repräsentiert waren.

Ich habe zum Schlusse noch auf einige die Trochophoralarve betreffende Punkte kurz zurückzukommen.

Der erste Punkt betrifft die Ausbildung von Larvengeweben und Larvenorganen, die später vollständig verschwinden. Diese Erscheinungen spielen in den Theorien derjenigen, die das Annelid oder irgend eine andere sich metabolisch entwickelnde Tierform auch phylogenetisch aus der Larve der betreffenden Form entstehen lassen, selbstverständlich eine sehr große Rolle. Sie sind es sicherlich, die KLEINENBERG zu der besonderen Form der Lehre von der phylogenetischen Substitution von Organen geführt haben, die er in seiner Lopadorhynchusarbeit vertritt. Für mich handelt es sich auch hier nur um spezielle Fälle des allgemeinen Gesetzes, daß stark arbeitende Zellen und Gewebe sich eben stark abarbeiten, abnutzen und schließlich funktionsunfähig werden — und daß in dieser oder jener Weise für ihren Ersatz gesorgt ist. Dieser Ersatz geschieht bekanntlich in der mannigfaltigsten Weise, und es kann nicht meine Aufgabe sein, mich hierüber zu verbreiten. Eine Hauptform, vielleicht die häufigste, ist die, daß jeweilen nur ein Teil der Zellenarmee zur Arbeit und ins Gefecht geschickt wird, während ein anderer zwar kleiner, aber lebens- und vermehrungskräftiger jeweilen als Reserve zurückbleibt. Bald steht hinter einer jeden kleinen Gruppe von aktiven Zellen eine Reserve- und Ersatzzelle, bald ist für eine große breite Front, die sich aufopfert, nur an geschützter, gedeckter Stellung eine kleine Reserve vorhanden. In diesem Falle sichert die große aktive Front gewissermaßen einen Waffenstillstand, während dessen sich die kleine Reserve rasch vermehrt, in aller Stille organisiert und dann plötzlich nach Ablauf des Waffenstillstandes (ich denke an die Puppenperiode) als neues, lebenskräftiges Zellenheer mit neuen Mitteln den

Kampf ums Dasein aufnimmt. Nichts ist in dieser Beziehung so instruktiv wie die vergleichende Betrachtung der geweblichen Vorgänge bei den verschiedenen Formen der Insektenmetamorphose. Die komplizierten Vorgänge der vollkommenen Metamorphose der Zweiflügler und Schmetterlinge, wo die Anlagen der meisten Organe des erwachsenen geflügelten Insektes in Form von kleinen und lokalisierten Imaginalherden im Körper der Puppen vorhanden sind, lassen sich durch eine Reihe von vermittelnden Erscheinungen auf die ursprünglichen Vorgänge der allmählichen Metamorphose zurückführen. Die Hauptursachen, die sie herbeigeführt haben, sind — darüber dürften wohl die meisten Forscher heutzutage einig sein — erstens die zunehmende Divergenz in den Lebens- und Anpassungsverhältnissen von Larve und erwachsenem geflügelten Insekt und zweitens die intensiven und lange dauernden Lebensverrichtungen der Larvengewebe, die sie zu neuen hohen Leistungen, wie sie die Umbildung in die Gewebe der Imago verlangt, unfähig machen.

Es wundert mich, daß Kleinenberg bei den Reflexionen über seine Substitutionslehre nicht die Vorgänge bei der vollkommenen Metamorphose der Insekten berücksichtigt hat. Hätte er dies getan, so hätte er wahrscheinlich erkannt, daß er nicht auf dem richtigen Wege war. Er würde wahrscheinlich eingesehen haben, daß die komplizierten, von Katastrophen begleiteten Verwandlungen, die während der Entwickelung so vieler Meerestiere vorkommen, deren Larven exquisit dem pelagischen Leben angepaßt sind, von ganz ähnlichen Gesichtspunkten aus zu beurteilen sind, wie die vom Untergang des größten Teiles des Larvenkörpers begleitete vollkommene Metamorphose einer Fliege. Auch die auffälligste Erscheinung, das Abwerfen der Scheitelplatte der Larve und die Neubildung des Gehirnganglions, die gelegentlich vorkommt — sonst wird das zentrale Nervensystem, wenigstens in seiner äußeren Form, von der Verwandlungskatastrophe noch am meisten verschont — wird sich nur als ein extremer Fall einer Reihe herausstellen, deren Ausgangspunkt eine ruhige, kontinuierliche Entwickelung, der phylogenetischen vergleichbar, ist, deren Ende aber durch den biologischen und physiologischen Zwiespalt zwischen Larve und erwachsenem Tier herbeigeführt, die fast plötzliche Quasi-Neuschöpfung des erwachsenen Tieres nach über den Larvenkörper hereingebrochener Katastrophe ist. Die phylogenetische Entstehung von Phoronis (nach Analogie des Kleinenbergschen Lopadorhynchus) in der Actinotrophalarve, wobei der Wurm sich eine Zeitlang vom müden und abgearbeiteten Gehirn seiner

Larve, als seines eigenen Erzeugers ernährt, geht über mein Vorstellungsvermögen.

Es wäre nicht schwer, bei der Metamorphose der pelagischen und anderer Larven auch im einzelnen viele und große Analogien zu den Vorgängen bei der vollkommenen Metamorphose der Insekten nachzuweisen. Ich muß hier darauf verzichten und, nur ein Beispiel herausgreifend, auf die Anlage des größten Teiles des Nemertinenkörpers in der Pilidiumlarve hinweisen. Sind die 4 eingesenkten Ektodermblasen nicht Imaginalscheiben des Nemertinenkörpers?

Aber der Ersatz für abgearbeitete Larvengewebe, die zu Grunde gehen, jedoch in ökonomischer Weise in dieser oder jener Form als Nahrung für den sich weiterentwickelnden Körper verwertet werden, braucht nicht nur in der Weise zu geschehen, daß Reservegewebe in Form von diffus zerstreuten oder mehr oder weniger lokalisierten Imaginal- oder Regenerationsherden zurückgelegt wird, Material, das während des Larvenlebens schlummert und erst nachher kraftvoll in Aktion tritt; sondern er kann auch in anderer Weise sich vollziehen. Speziell bei den Anneliden tritt ja während des Larvenlebens nur der Vorderkörper in Aktion, nur s e i n e Gewebe arbeiten sich ab und müssen später wieder ersetzt werden. Wenn nun Organe in der Vielzahl vorhanden sind, wie das ja beim Annelid in exquisiter Weise der Fall ist, so braucht das Larvenorgan doch nicht an Ort und Stelle ersetzt zu werden. So braucht das vorderste Nephridienpaar des Annelidenkörpers, das während des Larvenlebens funktioniert, nicht wieder als solches ersetzt zu werden. Es treten eben an seiner Stelle die inzwischen ausgebildeten folgenden Paare definitiver Nephridien in Funktion. Daß sich gelegentlich auch ein 2. oder 3. Nephridienpaar frühzeitig abarbeitet und nicht wiederersetzt wird, hat nichts Auffälliges an sich.

Wenn unsere Ausführungen, die in der Hauptsache mit den Ansichten mehrerer anderer Fachgenossen übereinstimmen, das Richtige treffen, so ist zu erwarten, daß auch bei den Chätopoden die Vorgänge der Metamorphose da am abruptesten, die Katastrophe am Larvenkörper da am größten ist, wo die Larve am meisten dem von der Lebensweise des erwachsenen Wurmes so stark abweichenden pelagischen Leben angepaßt ist. Dieses letztere ist nun sicherlich am meisten bei denjenigen Larven der Fall, deren Körper durch starke Ausdehnung des Blastocöls blasig aufgetrieben ist. Daß es sich hier um eine direkt mit der pelagischen

Lebensweise zusammenhängende Erscheinung handelt, wird doch gewiß niemand bestreiten.

Ein hochinteressanter Fall einer solchen „vollkommenen Metamorphose" ist nun in der Tat durch die schönen Untersuchungen von WOLTERECK bei der Entwickelung der Polygordius-Arten der Nordsee, die, wie auch ihre Verwandten im Mittelmeer, in der Jugend buchstäblich Wasserköpfe sind, genau bekannt geworden, nachdem schon früher METSCHNIKOFF (1870) und RAJEWSKI (1871) einige der auffälligsten Vorgänge bei der Metamorphose der Helgoländer Larve von Polygordius beobachtet hatten.

BRANDES, der zuerst die WOLTERECKsche Arbeit signalisierte (1901), machte auf diese Vorgänge zu Gunsten seiner eigentümlichen Ansicht aufmerksam, daß die Metamorphose der Hirudineen eine Art Generationswechsel sei[1]). Es wurde mir wind und wehe, als ich folgendes las: „Daß auch die Trochophora von Polygordius sich nicht direkt zum jungen Wurme metamorphosiert, dieser letztere vielmehr in der Leibeshöhle der Larve selbständig heranwächst und schließlich sich aus ihr herauslöst, scheint mir über jeden Zweifel erhaben." Da hätten wir also zu der Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus noch eine Entstehung der Annelids in der Nordseelarve von Polygordius, denn in der Tat: „Die Wurmanlage ist während des ganzen Larvenlebens nach außen von der Leibeswand der Trochophora umgeben." Schließlich sprengt der vorher gefaltete Rumpf des Wurmes die Larve, dehnt sich und streckt sich, und während die Larvenhaut mit ihren Wimperreifen, Radiärnerven, Ganglienplexus, Drüsen und Muskeln abgestoßen oder gefressen wird, holt sich der Rumpf die Scheitelplatte der Larve herbei und setzt sie als Kopf (Prostomium) seinem kopflosen Vorderende wie einen Deckel auf. Ich muß gestehen, daß sich mein Unbehagen noch steigerte, als mir die WOLTERECKsche erste Arbeit selbst (die Habilitationsschrift, 1901) zu Gesichte kam. Hier wird immer

---

1) Es ist allerdings nicht ganz undenkbar, daß die Imaginalherde bei vollkommener Verwandlung im Körper der Larve so stark lokalisiert wären, daß die ganze Imaginalform aus einer einheitlichen Anlage, vielleicht schließlich einer einzigen Zelle hervorginge. Solange es nicht ganz sicher nachgewiesen ist, daß bei den Trematoden die Bildung der Redien und Cercarien auf parthenogenetischer Fortpflanzung beruht, ist die Möglichkeit der vorstehenden Deutung für diesen Fall nicht ganz ausgeschlossen.

betont, „daß das am meisten Charakteristische der Trochophora von Polygordius lacteus und appendiculatus die Entstehung des Annelids innerhalb der Larve ist“. Ich bin auch durch die eben erschienene ausführliche Arbeit Woltereck's und durch dessen Vortrag „Ueber die Entwickelungstypen der Polygordiuslarve“ nicht ganz beruhigt worden. Denn obschon er in diesen Publikationen die vollständige Neubildung des Annelids innerhalb des Larvenkörpers nicht mehr so stark betont und obschon er Vergleiche mit anderen Metamorphosen, auch mit der direkten Entwickelung, anstellt, so bleibt er doch eher geneigt, bei den Anneliden den komplizierten Modus der vollkommenen Verwandlung für älter als die anderen Entwickelungsformen zu halten. Er betont dabei, daß wir es hier (bei Polygordius und denjenigen Nemertinen, die eine Pilidiumlarve bilden) zum Teil gerade mit den ursprünglichsten Formen beider Tierstämme zu tun haben, und sagt ferner: „Auch die altertümlichen, vielleicht an Cölenteraten, speziell Ctenophorenvorfahren anklingenden Charaktere unserer Trochophora (Scheitelorgan, diffuser Ganglienplexus, 8 nervöse Radien) kämen dabei in Betracht. Jedenfalls scheinen sie sich weit schlechter mit einer sekundär abgeleiteten Entwickelungsweise zu vertragen, als die durch Brutpflege u. a. häufig modifizierte und reduzierte Larvenorganisation ‚typisch‘ sich entwickelnder Formen.“

Ich gebe zu, daß sich über die Bedeutung der interessanten Strukturverhältnisse der Trochophoralarve, mit denen uns die neuen subtilen Untersuchungen und nicht zum mindesten die von Woltereck bekannt gemacht haben, noch sehr viel diskutieren lassen wird. Gewiß aber auch darüber, ob Polygordius und die Pilidium-Nemertinen gerade die ursprünglichen Formen ihrer respektiven Abteilungen sind. Ich hoffe aber auch, daß Woltereck, namentlich bei einer erneuten vergleichenden Prüfung der verschiedenen Formen der Metamorphose, besonders auch derjenigen der Insekten, sich doch der Ansicht nähern wird, daß sich die vollkommene Metamorphose des Nordsee-Polygordius zu der ohne größere Katastrophen verlaufenden kontinuierlichen Entwickelung anderer Anneliden ähnlich verhält, wie die vollkommene Metamorphose der höchsten Insekten, „deren Lebensweise als Larve und Imago sehr verschieden ist“, zu der allmählichen, kontinuierlichen der niederen. Die Woltereck'sche Untersuchung liefert ja gerade einen neuen, hervorragend wichtigen Beweis für die Richtigkeit der Voraussetzung, die der Ableitung der vollkommenen

von der allmählichen Verwandlung der Insekten zu Grunde liegt, daß nämlich Larvenstadien selbständig variieren und sich ganz bestimmten Verhältnissen anpassen, also känogenetisch sich verändern können, ohne daß dadurch das Endstadium auch nur im mindesten beeinflußt zu werden braucht. WOLTERECK hat das auch sehr klar erkannt und die völlige Unabhängigkeit, welche zwischen Larve und Imago besteht, scharf beleuchtet: „Nicht nur haben beide fast keine funktionierende Zelle gemeinsam, sondern die pelagische Larve variiert und verändert sich auf eigene Faust, ja bildet einen ganz neuen Modus[1]) der Wurmbildung heraus, ohne daß dieser Wurm selbst sich irgend wesentlich modifizierte, nur in den Potenzen seiner Keimzellen stecken die Unterschiede. Wir werden unwillkürlich an jene Schmetterlinge erinnert, deren Raupen verschieden sind, während die Imagines sich gleichen."

Ich kann diesen Abschnitt nicht abschließen, ohne noch auf einen, meiner Ansicht nach sehr wichtigen, Punkt der WOLTERECKschen Untersuchung kurz einzugehen. Ich habe mich immer und immer wieder aufs höchste gewundert, daß WOLTERECK in keiner seiner drei Arbeiten näher auf die Bedeutung jener in der Mitte der Hyposphäre der Nordseelarve gelegenen Oeffnung eingeht, die er als „anus larvae" bezeichnet und auch nicht auf die Bedeutung der geräumigen Höhle, in die sie führt und die ich vorläufig als Bruthöhle bezeichnen möchte. In der Tat liegt, ganz genau genommen, die gefaltete Anlage des Wurmkörpers in dieser Bruthöhle und nicht im Blastocöl. Ich kann nun kaum glauben, daß ich mich täusche, wenn ich die Verhältnisse so deute, daß die bei der Mittelmeerlarve im Analpole, d. h. in der Mitte der Hyposphäre gelegene zapfenförmige Anlage, die allmählich zum langen gegliederten Rumpfe auswächst, bei der Nordseelarve in den Kopf, d. h. in den Larvenkörper teilweise eingestülpt ist. So etwas ist bei dem larvalen Wasserkopf dieser Anneliden, in dem das Blastocöl so stark ausgedehnt ist, wohl möglich, so etwas aber wäre bei massiveren Larvenformen nicht möglich. Der „anus larvae" ist also nach meiner Meinung gar kein Anus, sondern die Einstülpungsöffnung der in den Larvenkörper zurückgezogenen Wurmanlage. Die Wand der Bruthöhle ist der eingestülpte vorderste Teil des Wurmrumpfes oder der hintere Teil des larvalen Wurmkopfes. Bei der plötzlichen Metamorphose „bricht" der Wurm nicht „aus der Larve hervor", sondern er tritt, indem er

1) Das ist ja eben meine Meinung!

sich streckt, aus der Einstülpungsöffnung hervor, und der eingestülpte Teil (die Wand der Bruthöhle) stülpt sich dabei, wenigstens partiell, wieder aus. Es entsteht also in Wirklichkeit das Annelid nicht in der Larve, sondern an derselben Stelle wie bei den Mittelmeerlarven, an dem Wurmzapfen, der an dem in den blasigen Körper zurückgestülpten wirklichen Analende liegt. Es würde sich also hier um ganz analoge Erscheinungen handeln, wie bei der inneren Knospung der Suctoria (z. B. Tokophrya quadripartita), die ja leicht auf die äußere Knospung zurückgeführt werden konnte, oder bei der Anlage der Extremitäten in der Larve und Puppe der Fliegen oder bei der Bildung des ganz oder teilweise in den hydropischen Larvenrumpf (Finnenblase) eingestülpten Scolex der Bandwürmer u. s. w. Sollte ich mich in dieser Beziehung täuschen, so würde ich gänzlich an dem heuristischen Wert unserer vergleichenden Methoden irre werden.

Manche der vorstehend entwickelten Gedanken habe ich früher schon wiederholt geäußert. Viele von ihnen befinden sich in Uebereinstimmung mit Ideen anderer Forscher, unter denen ich E. Meyer, Racovitza, Thiele und Wilson hervorhebe.

Zweiter Hauptabschnitt.

Die Gonocöltheorie.

Historisches.

Die Gonocöltheorie betrachte ich als erste wichtige Ergänzung der Theorie von der Entstehung der Articulatenmetamerie. Eine zweite ebenso wichtige erblicke ich in der Hämocöltheorie, die ich im dritten Hauptabschnitt dieser theoretischen Arbeit entwickeln werde.

Wenn ich davon absehe, daß Rabl und Hatschek die Polzellen des Mesoderms, von denen aus das Material für die Cölomsäcke geliefert wird, phylogenetisch als Geschlechtszellen deuteten, so findet sich der Grundgedanke der Gonocöltheorie meines Wissens zum ersten Mal 1878 bei Hatschek ausgesprochen. In seinen bekannten Studien über Entwickelungsgeschichte der Anneliden weist er bei der Untersuchung der Frage, welche Teile in der Trochophoralarve wohl den Geschlechtsorganen der Rotatorien ent-

sprechen, auf die Mesodermstreifen hin und bemerkt sodann, daß folgende Tatsachen vielleicht späterhin als Grundlage einer theoretischen Vergleichung dienen können:

„Bei den Rotatorien (und auch bei anderen Formen mit primärer Leibeshöhle) finden sich geschlossene Geschlechtsdrüsen, in deren Höhlung die Geschlechtsprodukte fallen. Bei den Anneliden, wo unter Rückbildung der primären Leibeshöhle der Trochophora eine sekundäre Leibeshöhle im Mesoderm entsteht, bilden sich die Geschlechtsprodukte unmittelbar an der Wandung dieser Leibeshöhle und gelangen bei ihrer Reife direkt in dieselbe. Die sekundäre Leibeshöhle verhält sich wie die Höhle der Geschlechtsdrüse der niedrigeren Formen."

Im Jahre 1885 hat sodann bekanntlich Bergh die Gonocöltheorie — wie es scheint, ohne von der Hatschekschen Idee Kenntnis zu haben — eingehender begründet, in Zusammenhang mit seiner morphologischen Auffassung der Segmentalorgane der Anneliden. Während ich nun diese letztere in keiner Weise teilen kann, bin ich mit Bezug auf die Theorie der sekundären Leibeshöhle zu einem warmen Anhänger der Berghschen Hypothese, und zwar gerade in der von ihm vertretenen Form, geworden. Es ist am Platze, die bedeutungsvolle Erörterung aus der Berghschen Schrift in extenso zu reproduzieren.

Nachdem Bergh die früher weit verbreitete Idee verworfen, daß die Spalten und Lücken im Parenchym der Plattwürmer und die sekundäre Leibeshöhle der Anneliden Bildungen nahe verwandter Art seien, und nachdem er auch die in der „Cölomtheorie" von O. und R. Hertwig vertretene Ansicht für nicht stichhaltig erklärt, trägt er seine eigene Hypothese in folgender Form vor:

„Bei den Anneliden entstehen die Geschlechtszellen auch allgemein aus einem Keimepithel; dasselbe nennt man aber hier das Epithel der Leibeshöhle (Peritoneum), und bei ihrer Reife fallen jene auch in segmentale, von diesem Epithel begrenzte Höhlen hinein; diese Höhlen werden aber alle zusammengenommen als Leibeshöhle (Cölom) bezeichnet. Nach der hier vertretenen Anschauung ist die segmentierte Leibeshöhle der Anneliden den Höhlen der Geschlechtsfollikel der Plattwürmer und Nemertinen homolog; jede Hälfte einer Segmenthöhle mit dem sie begrenzenden Epithel entspricht einem Geschlechtsfollikel. Um diesen Vergleich durchzuführen, muß man sich vor allem das Verschwinden des Parenchyms bei den Anneliden vergegenwärtigen. Dabei legen sich die Wände benachbarter Follikel (Mesodermsegmente) aneinander und in dieser Weise entstehen einer-

seits die Mesenterien, andererseits die Dissepimente. Der wesentlichste Unterschied ist der, daß das Keimepithel und die Follikelhöhlen bei den Anneliden eine viel allgemeinere Bedeutung gewinnen und (was damit im Zusammenhang steht) sich sehr frühzeitig beim Embryo (resp. bei der Larve) ausbilden. Bei den meisten höheren Formen lokalisiert sich innerhalb des einzelnen Segments die Bildung der Geschlechtsprodukte, so daß man an einer bestimmten Stelle in demselben einen Hoden resp. ein Ovarium vorfindet. — Bei den Anneliden finden wir auch typisch die gesonderte Entleerung der Produkte eines jeden Segments, ganz wie bei den Nemertinen: entweder durch Bersten der Haut oder durch die Segmentalorgane. Nur bei vielen höheren Anneliden bilden sich besondere Leitungswege aus, und die Bildung der Geschlechtszellen wird in Uebereinstimmung damit auf wenige Segmente beschränkt, während die meisten Segmente steril bleiben. Zugleich rücken bei solchen Formen auch ganz fremde Organsysteme (besonders das Nervensystem) in die Leibeshöhle hinein; daß dies aber ein vollkommen sekundäres Verhalten ist, wird sowohl durch die Entwickelungsgeschichte wie durch die vergleichende Anatomie bewiesen. Die Primitivfunktion des Peritoneums der Anneliden dürfte wohl jedenfalls nicht die einer Hülle, sondern diejenige des Keimepithels sein."

Seitdem ist Bergh, hauptsächlich durch Kleinenbergs Lopadorhynchusarbeit, an seiner eigenen Theorie irre oder doch über ihren Wert sehr unsicher geworden. Ich will hierauf nicht eintreten. Meyer hat in seiner neuesten Arbeit Berghs Unentschiedenheit genügend gekennzeichnet (p. 533 u. ff.). Ich hoffe, Bergh werde bald wieder voll und ganz für seine erste Hypothese einstehen[1]).

Die Gonocöltheorie fand bald in Ed. Meyer einen warmen Anhänger und geschickten Verteidiger. Meyer war ebenfalls ganz selbständig auf die Grundideen dieser Theorie gekommen und hatte sie schon vor 1885 vielfach mit mir und anderen besprochen, ohne mich damals überzeugen zu können. Veröffentlicht aber hat er sie erst 1890 in seiner Schrift über die Abstammung der Anneliden. Der eine Teil seiner Theorie, derjenige, dem ich nicht beipflichten kann, den er inzwischen selbst aufgegeben hat, und der sich auf das ursprüngliche Vorhandensein von nur 2 langgestreckten Genitalschläuchen bezieht, die erst sekundär in zwei Reihen gleich großer Gonadenblasen zerfallen seien, ist schon früher,

---

1) In seinem neuesten Artikel im Zool. Anzeiger drückt sich wirklich Bergh (1902), von der sekundären Leibeshöhle sprechend, kurz und bestimmt wiederum so aus: „die nach meiner Auffassung ein Gonocöl ist".

p. 64, ausführlich wiedergegeben worden. Die übrigen Teile der Meyerschen Ausführungen, die sich mit denen Berghs in vieler Beziehung decken, in mancher Richtung über sie hinausgehen, können meine fast ungeteilte Zustimmung finden. Wenn ich auch sie in extenso mitteile, so werde ich einerseits den Anforderungen historischer Genauigkeit gerecht und erspare mir zugleich eine eigene ausführliche Darstellung vieler Hauptpunkte. Meyer äußert sich, wie folgt:

„Indem nun aus den Lücken des Parenchyms, welche wahrscheinlich zunächst um den Darm herum zu einem größeren Sinus sich vereinigten, Lymphe in das Innere der paarigen, metameren Geschlechtsdrüsen, zur Ernährung der in ihnen flottierenden, sich entwickelnden Genitalprodukte, in gesteigertem Maße aufgenommen wurde, dehnten sich die Follikelhöhlen immer mehr aus und verwandelten sich auf diese Weise in die paarig und segmental gekammerte, sekundäre Leibeshöhle. In den epithelialen Wandungen behielten nur gewisse, als die späteren, eigentlichen Geschlechtsdrüsen der Anneliden erscheinende Stellen die Fähigkeit bei, Ei- oder Samenmutterzellen zu produzieren, während der übrige Teil derselben, zuerst eine Art indifferenteren Follikelepithels darstellend, unter zunehmender Abflachung seiner Elemente an die inneren Organe und Gewebe angepreßt wurde und diese schließlich in Gestalt eines Peritoneums umhüllte. Hierbei kamen auch, unter Einschließung eines Teiles der schon früher vorhandenen dorsoventralen Parenchymmuskeln zwischen die medialen Wände eines Paares und zwischen die vorderen und hinteren Wände zweier aufeinander folgenden Segmenthöhlenpaare, die hämalen und neuralen Darmmesenterien und die Dissepimente zu stande.“

Es folgt nun eine hochwichtige Suggestion über die phylogenetische Entstehung des Blutgefäßsystems, die ich im Abschnitt „Hämocöl“ würdigen werde. Dann fährt Meyer fort:

„Von den peritonealen Bildungen der Anneliden verdienen ein ganz besonderes Interesse die neuralen und hämalen Längsmuskelfelder infolge der Schwierigkeit, die Ursachen ihres ersten Auftretens zu erraten. Hierüber habe ich mir nun folgende, bis jetzt allerdings durchaus hypothetische Ansicht gebildet. Einen Teil der nicht produktiven Elemente der Genitaldrüsenwandung denke ich mir als Epithelmuskelzellen, deren Zellkörper im epithelialen Gefüge der Follikelwand eingereiht waren, und deren distale, tangential zur Drüsenoberfläche in zwei Enden ausgezogenen, fibrillären Teile durch ihre Kontraktion einen Druck auf den Inhalt der Follikelhöhle auszuüben hatten, sich also ursprünglich bei der Entleerung der Geschlechtsprodukte tätig erwiesen. Nachdem dann die Follikelwände sich an Integument und Darm dicht angelegt und hier angeheftet hatten, konnten jene Follikelmuskeln nicht mehr als solche funktionieren und verschwanden bis auf die be-

kannten Längsfelder an der äußeren Körperwand, welche anfangs hier die primäre Längsmuskulatur verstärkten, um sie dann später völlig zu substituieren."

Die Darmmuskulatur, die Ringmuskulatur und ferner die Quermuskeln der Anneliden leitet indessen Meyer direkt von den mesenchymatösen Muskeln der parenchymatösen turbellarienähnlichen Vorfahren ab.

Wie aus dem Vorstehenden ersichtlich ist, geht Meyers Ableitungsversuch in zwei wichtigen Punkten über den von Bergh hinaus, nämlich in dem später zu besprechenden Versuch der Ableitung des Blutgefäßsystems und in dem Versuch, den phylogenetischen Ursprung der Muskulatur der Anneliden zu erklären.

Von meiner eigenen Stellungnahme zu der Gonocöltheorie seit 1888 habe ich schon p. 74/75 gesprochen. Seit mehr als 10 Jahren habe ich sie im Anschluß an die Theorie von der phylogenetischen Entstehung der Metamerie in meinen Vorlesungen über vergleichende Anatomie vorgetragen und zwar in der Weise, daß ich mit Bergh die, ähnlich wie bei Gunda und den Nemertinen schon in der Vielzahl vorhandenen und metamer angeordneten, Gonadenblasen von turbellarienähnlichen Tieren sich zu den metameren Cölomsackpaaren der Anneliden erweitern ließ. Fortwährend war ich bestrebt, die Theorie weiter auszubauen, und gelangte dabei zu der schon seit mehreren Jahren vorgetragenen Auffassung, daß die Cölomocyten und möglicherweise auch die Hämocyten als Produkte der Cölomwand den Nähr- oder Dotterzellen der Gonaden der Acölomier entsprechen, daß das Botryoidalgewebe der Hirudineen, das Chloragogengewebe der Oligochäten und das Fettgewebe der Arthropoden in die gleiche große Kategorie trophischer Gewebe gehören und daß auch die Wandungen der (kontraktilen und nicht kontraktilen) Blutgefäße Teile oder Derivate der Cölomwand seien. Inzwischen hat besonders schon E. Meyer einige übereinstimmende Ideen in seiner neuesten großen entwickelungsgeschichtlichen Arbeit, zum Teil unter ausführlicher Begründung, veröffentlicht.

Schon im Jahre 1891 rückte Thiele in die Reihe der Anhänger der Gonocöltheorie. Nach ihm entspricht dem Tractus urogenitalis (Gonade + Niere) mit dem Pericard von Mollusken die Leibeshöhle der Chätopoden mit den Segmentalorganen.

„Durch einen Vorgang, welchen man der Abtrennung der Keimdrüse vom Perikard bei Mollusken vergleichen kann, ist" nach Thiele,

„die Keimdrüse der Anneliden in zahlreiche Metameren zerfallen, welche der Anordnung der anderen Organe entsprechen. Die vermutlich zuerst jederseits einheitliche, aber mit regelmäßigen Aussackungon versehene Keimdrüse, welche sich durch den ganzen Rumpfteil des Leibes erstreckte, ist sehr vergrößert worden, und die Einschnürungen wurden gleichzeitig tiefer, bis jede Höhlung in eine Anzahl von Folgestücken zerfiel. Diese sind zunächst wahrscheinlich alle gleichwertig gewesen, und erst sekundär haben sich in manchen Fällen die Keimstoffe auf einen Teil der Abschnitte beschränkt, während die übrigen andere Funktionen erhielten, ähnlich dem Perikard der Mollusken; hauptsächlich nahmen die Wandungen, wie es auch bei Mollusken der Fall ist, exkretorische Tätigkeit an. Jeder Teil erhielt seinen eigenen Ausführungsgang . . .“

Die sekundäre Leibeshöhle der Anneliden hält Thiele für ein „unzweifelhaftes Homologon der Keimdrüsen-(Uterus-)Höhlung niederer Würmer“. Ein Enterocöl im ontogenetischen Sinne könne sie nicht sein.

Im Jahre 1892 habe ich dann selbst die Grundidee der Gonocöltheorie in meiner vergleichenden Anatomie der Mollusken eingehend verwertet. Auch Korschelt und Heider, welche 1893 die sekundäre Leibeshöhle der Mollusken (Perikard und Gonade) in derselben, hauptsächlich von Grobben, Lankester und Thiele inaugurierten, Weise beurteilten, näherten sich der durch die Gonocöltheorie vertretenen Auffassung. Von den Beziehungen der trochophoraähnlichen Stammform zu den Rotatorien und Anneliden sprechend, sagen sie z. B.: „Es handelt sich dabei vor allem um das Auftreten der Segmentierung und die Entstehung des Cöloms, welches letztere vielleicht durch Erweiterung der Gonaden der Urform zu erklären ist“ [1]).

Ein eifriger und geschickter Verteidiger erwuchs der Gonocöltheorie im Jahre 1895 in Goodrich, dessen Stellung in der Frage indes schon p. 76, 94 u. ff. dargestellt worden ist. Ich erinnere hier nur nochmals an Goodrichs Ausspruch über die regelmäßig metamer angeordneten Geschlechtsfollikel von Gunda segmentata: „If these follicles were larger, Gunda segmentata could be called a truly segmented animal.“ Konform diesem Ausspruch und in diesem Punkte in Widerspruch mit der früheren Ansicht von E. Meyer hält es Goodrich für wahrscheinlicher, daß die metamerische Anordnung der Geschlechtsfollikel eher einer gewissen „tendency to repetition by a sort of budding“ zuzuschreiben sei.

1) Von mir hervorgehoben.

Nicht minder energisch als GOODRICH tritt BÜRGER 1895 in seiner verdienstvollen Nemertinenmonographie für die Gonocöltheorie ein:

„Ich bin davon überzeugt, daß ein unbefangener Beobachter, welcher die leeren Geschlechtssäcke eines Drepanophorus oder Cerebratulus sieht, welche sich zwischen den Darmtaschen einerseits bis zum axialen Rohr des Darmes, andererseits bis zur Körperwand ausdehnen, und bei ihnen vergebens nach einem Ausführungsgang sucht, sie dagegen überall von einem gleichmäßig niedrigen Epithel ausgekleidet findet, keinen Einspruch gegen ihre Deutung als Cölomsäcke erheben wird. Was steht denn überhaupt dieser Deutung entgegen, weshalb reden wir nicht bei den Nemertinen von Cölomsäcken, in welchen die Geschlechtsprodukte entstehen, zumal doch gewisse der in Frage kommenden Säcke — es sind die im Appendix der Micruren — niemals Geschlechtsprodukte hervorbringen, sondern immer steril bleiben?"

Und einige Zeilen weiter:

„Ja, ich möchte noch weiter gehen und, mich an BERGH anlehnend, der Ansicht Ausdruck geben, daß das Cölom allgemein ursprünglich durch Geschlechtssäcke, welche mit den Geschlechtsprodukten (sekundär) sich entwickelten, repräsentiert wurde, daß ihr Auftreten vor den Geschlechtsprodukten und deren nachträgliche Erzeugung durch ihre Epithelien ein zweites Stadium ihrer phylogenetischen Entwickelung vorstellt, und daß sie dort, wo sie Geschlechtsorgane, d. h. wiederum besondere Höhlen zur Produktion von Geschlechtsprodukten erzeugen, wie bei den Hirudineen, ein drittes Stadium erreichten. Die beiden ersten hat das Cölom bereits bei den Nemertinen durchgemacht."

In seiner „Systematischen Phylogenie der wirbellosen Tiere" (1896) bekannte sich auch HAECKEL als Anhänger der Gonocöltheorie, die er mit der Enterocöltheorie kombinierte. In der ihm eigenen, überaus klaren und übersichtlichen Weise legte er seinen Standpunkt folgendermaßen dar:

„Die Cölomtaschen der Cölomarien waren ursprünglich Geschlechtsdrüsen oder Gonaden und sind identisch mit den einfachen Saccogonaden oder »sackförmigen Geschlechtsdrüsen« ihrer älteren Platodenahnen (Platodarien und primitive Turbellarien). Die ursprüngliche Verbindung dieser Sexualtaschen mit ihrem Mutterorgan, dem Urdarm (wie sie bei Acraspeden und anderen Cölenterien noch heute besteht) war schon bei den Platoden durch Abschnürung aufgehoben."

„Während ursprünglich, bei den ältesten Cölomarien, die beiden Saccogonaden nur als Geschlechtsdrüsen fungierten und in ihrer ganzen Ausdehnung Eizellen und Sperma produzierten (wie bei den Cölenterien-Ahnen), wurde bald diese sexuelle Tätigkeit lokalisiert; die beiden Cölomtaschen blähten sich auf, und das mesodermale

(ursprünglich entodermale) Epithel derselben, das Coelothelium, sonderte sich durch Arbeitsteilung in zwei verschiedene Formationen, das »Keim-Epithel« oder sexuelle Germinal-Epithel, Gonothelium (aus dem allein Geschlechtszellen hervorgingen), und das sterile Cölom-Epithel oder Serothelium, das »seröse Peritoneal-Epithel«. Indem das erstere gewöhnlich nur einen sehr kleinen, das letztere den weitaus größten Teil der voluminösen Cölomblasen auskleidete, entstanden lokalisierte Gonaden, welche an einer bestimmten Stelle in der Wand der geräumigen Leibeshöhle lagen."

„Die beiden Cölomtaschen, zusammen mit dem Mesenterium, bilden nunmehr das Mesoderm oder mittlere Keimblatt; ihre Epithelien (die Mesothelien) erfahren die mannigfachste histologische Differenzierung und werden der Ausgangspunkt für die Entwickelung zahlreicher wichtiger Organe, namentlich des Muskelsystems", nämlich der Muskulatur der Leibes- und der Darmwand.

Besondere Freude bereitet es den Anhängern der Gonocöltheorie, daß sich auch Eisig in seiner „Entwickelungsgeschichte der Capitelliden" 1898 rückhaltlos zu ihr bekennt. Ich persönlich freue mich dieser Uebereinstimmung um so mehr, als wir sonst in mancher Beziehung, besonders was den phylogenetischen Ursprung der Anneliden anbetrifft, verschiedener Meinung sind. Ich glaube auch in der Tat, daß man sowohl vom Standpunkte der Anhänger der Trochophoratheorie, als auch von demjenigen der Verteidiger der Turbellarien- oder Nemertinen- oder Zoophytenabstammung der Anneliden aus Anhänger der Gonocöltheorie sein kann.

Eisig polemisiert in dieser Beziehung gegen Kleinenberg und resümiert dabei seine Ansichten in folgender, sehr bemerkenswerter Weise:

„Kleinenberg stellt die Sache so dar, als ob sich die Geschlechtszellen (die supponierten Homologa der Polzellen des Mesoderms) als solche ohne weiteres in alle die mannigfaltigen Gewebe umzuwandeln gehabt hätten, die wir als Mesoblast zusammenfassen, und da erhält die Sache allerdings ein ziemlich phantastisches Aussehen. Aber so hat sich das doch wohl niemand vorgestellt. Allen, die diese Lehre vertreten — und auch Kleinenberg selbst — war bekannt, daß die den Geschlechtszellen verglichenen Polzellen oder Teloblasten sich zunächst als solche vermehren, bis sie im Embryo zu Strängen geworden sind, in denen sich ein Hohlraum ausbildet, Strängen, in denen wir die Rekapitulation eines Gonadengewebes erblicken, ähnlich wie es heute noch gewisse Tiergruppen zeitlebens darbieten (vergl. Meyer, 1890, p. 306). Also nicht die Geschlechtszellen als solche, sondern ihr Produkt, das Gonadengewebe, hat man bei den Ueberlegungen darüber, wie sich die mesoblastischen Gewebe differenzierten, zu Grunde zu legen. Und warum von einem derart

epithelartig angeordneten und bereits bis zu einem gewissen Grade differenzierten Zellkomplexe nicht ebensogut Epithelmuskelzellen sich herauszubilden vermocht haben sollen, wie aus einer Neuromuskelplatte oder aus einem Darmdivertikel, das vermag ich nicht einzusehen. Geradezu überwältigend gestaltet sich aber die Sache zu Gunsten unserer Vorstellungsweise, wenn man die weiteren Differenzierungen dieses Gonadengewebes, nämlich seine Gliederung in Somiten (Geschlechtsfollikel), sowie die Bildung der Nephridien, Geschlechts- und Blutzellen ins Auge faßt, Differenzierungen, die sich alle zwanglos konform ihrem ontogenetischen Verlaufe auch phylogenetisch ableiten lassen, wogegen eben dieser Ableitung die größten Schwierigkeiten im Wege stehen, wenn man eines der beiden Keimblätter oder beide als Ausgangspunkt zu setzen versucht."

In seiner neuen Arbeit kommt Ed. Meyer (1901) eingehend auf die Gonocöltheorie zurück. Er hebt sowohl die wichtigen Punkte hervor, in welchen seine Ansichten mit denen von Bergh übereinstimmen, als auch die Differenzen in den beiderseitigen Auffasungen. Als Ausgangspunkt für die phylogenetische Erklärung der Annelidenorganisation dienen ihm nicht die Nemertinen, sondern nach wie vor die Turbellarien. Er glaubt, daß diese doch viel direktere Abkömmlinge jener ältesten Würmer sind, von denen sowohl die Anneliden als auch die Nemertinen abstammen.

Während ferner Bergh das Parenchym der niederen Würmer bei den Anneliden verschwinden läßt, durch welchen Schwund vornehmlich, seiner Ansicht nach, die Erweiterung der Gonadenfollikel zu der sekundären Leibeshöhle und die Bildung der Mesenterien und Dissepimente ermöglicht wurde, hält Meyer dafür, „daß ein großer Teil jenes Parenchyms, nämlich die meisten Primärmuskeln, sowie gewisse Ueberreste des Bindegewebes in die Organisation der Anneliden mit hinübergenommen worden sein müssen".

Von einer Erörterung seiner, in einigen wesentlichen Punkten von denen Berghs abweichenden, Ansichten über den phylogenetischen Ursprung des Nephridialsystems der Anneliden sieht Meyer in der vorliegenden Untersuchung ab.

Dagegen verbreitet sich Meyer neuerdings über die Punkte, in denen sein eigener Ableitungsversuch der Annelidenorganisation über denjenigen von Bergh hinausging, zunächst über den Ursprung des Blutgefäßsystems. Hierüber werde ich im nächsten Abschnitt ausführlich referieren. Der zweite Punkt betrifft den Ursprung der Längsmuskulatur. Hier hält Meyer bis ins einzelne an seinen

früheren Ausführungen fest. In einem wichtigen Punkte aber gibt MEYER seinen früheren Standpunkt auf und nähert sich dem BERGHschen, den auch ich, in Uebereinstimmung mit meinen Ansichten über den Ursprung der Metamerie, vertrete. MEYER glaubt nun nicht mehr, daß die Vorfahren der Anneliden bloß ein Paar langgestreckter Sackgonaden besaßen, sondern auch er leitet nunmehr den metameren Zustand von dem polymeren der turbellarienähnlichen Vorfahren ab. Die neuen Erwägungen, die ihn dabei leiten, sind folgende:

„Obgleich die Mesodermstreifen der Anneliden in der Tat am Hinterende des Embryos angelegt werden und, nach vorn auswachsend, zunächst die Gestalt eines Paares langgestreckter Gebilde erhalten, so ist das dennoch eigentlich kein genügender Grund für die Annahme, daß ein solcher Prozeß auch phylogenetisch stattgefunden haben müsse. Es liegt hier viel eher ein für den gesamten Rumpfabschnitt der Ringelwürmer allgemein gültiger, ontogenetischer Entwickelungsmodus vor, daß sich nämlich die Bildungsherde der verschiedensten Organgruppen, die sich nachher durch den ganzen Körper ausdehnen, am zukünftigen Hinterende konzentriert haben. Wie wir sahen, entwickelt sich das Cölothel der Anneliden in den meisten Fällen aus einem Paar Urmesoblasten, die den übrigen, sogenannten äußeren Teloblasten vollkommen analog sind. Aus den von diesen produzierten Zellstreifen gehen nun die Primärmuskeln, das Bauchmark und gelegentlich sogar das definitive Hautepithel hervor, mit einem Worte lauter Gebilde, die ursprünglich jedenfalls nicht bloß am hinteren Körperende, sondern in der ganzen Längenausdehnung des Rumpfes in situ entstanden waren. Daher ist es viel wahrscheinlicher, daß auch den Prozessen, welch in der Ontogenese der Anneliden die Bildung des Cölothels einleiten, nur die Bedeutung einer teloblastischen Entwickelungsweise zukommt."

Daß ich diese Sätze voll und ganz unterschreibe, erscheint nach allen Betrachtungen, die ich in der vorliegenden Schrift und früher schon zu wiederholten Malen angestellt habe, als ganz selbstverständlich.

Als wichtiger Bestandteil der Gonocöltheorie kommt in der neuen Schrift MEYERS zu den alten hinzu die Hypothese über den Ursprung der Phagocyten des Cöloms. Obschon Anklänge an die hier vertretene Auffassung sich schon früher in der Literatur finden (so bei CUÉNOT und EISIG), so gebührt doch MEYER das Verdienst ihrer eingehenden Begründung im Anschluß an die Gonocöltheorie. Ich halte eine der MEYERschen ähnliche Auffassung vom Ursprung der Phagocyten und überhaupt sämtlicher Cölomocyten für eine unabweisbare Konsequenz der Gonocöltheorie. Ich selbst bin schon seit längerer Zeit, von

ganz ähnlichen Ueberlegungen geleitet, zu ähnlichen Ansichten gelangt.

Die bemerkenswerte, wohlüberlegte Begründung der Hypothese, daß die Phagocyten ursprünglich Geschlechtszellen waren, lautet folgendermaßen:

„Den Ursprung der Phagocyten des Cöloms, glaube ich, kann man sich so erklären, daß bei Ueberproduktion von Geschlechtszellen, die sich vom Cölothel, dem ursprünglichen ‚Gonothel', wie es Haeckel (1876) genannt hat, ablösten, die überschüssigen Elemente nicht das genügende Quantum Nährstoffe vorfanden, um zu voller Reife zu gelangen und, in den Follikelhöhlen amöbenartig herumwandernd, ihre ursprünglich auf die spezifischen Nährstoffe gerichteten chemotaktischen Eigenschaften nach und nach erweiterten. Hier sei bemerkt, daß die amöboide Art des Ortwechsels der Geschlechtszellen bei einigen niederen Tieren, wie z. B. Cölenteraten, tatsächlich vorkommt. Es dürfte das eine der ältesten Eigenschaften der Propagationszellen sein, die wir unter anderem auch bei gewissen koloniaeln Protozoen, z. B. Protospongia, antreffen, und ebenso das ihnen innewohnende Bestreben, möglichst viel Nährstoffe zu absorbieren. Bei nicht genügendem Vorhandensein der letzteren in den Gonadenhöhlen konnte daher ein Teil der Geschlechtszellen allmählich dazu gelangt sein, alles in sich aufzunehmen, was ihnen in den Weg kam: zunächst Geschwisterelemente, so mögen die spezifischen Dotterzellen phylogenetisch entstanden sein, dann auch andere, zufällig losgelöste und absterbende Zellen und Gewebsteile, Stoffwechselprodukte und endlich irgend wie von außen her eingedrungene Fremdkörper. Das mögen ungefähr die Momente gewesen sein, wie aus ursprünglichen Keimzellen die Cölomphagocyten und schließlich deren diverse, mit spezielleren Funktionen ausgestatteten Abkömmlinge hervorgegangen sein könnten. Von letzteren seien hier die fetthaltigen und ähnlichen Elemente der Anneliden erwähnt, welche den jungen Eiern die zur Produktion des Nahrungsdotters notwendigen Stoffe zuführen und auch bei der Spermatogenese eine nutritive Rolle spielen, sodann die peritonealen Phagocytärorgane, die vielleicht so entstanden, daß an den betreffenden Stellen die bezüglichen Elemente sich vom Cölomepithel abzulösen aufhörten."

Ich bin nun mit Meyer in dem Hauptpunkte durchaus einverstanden, daß nämlich die Cölomphagocyten, und ich füge hinzu, nicht nur die Phagocyten, sondern überhaupt alle Cölomocyten, insofern sie von der Cölomwand abstammen, auf Elemente zurückgeführt werden müssen, die sich bei den Vorfahren der Anneliden von der Gonadenwand loslösten oder ihr doch angehörten. Diese Annahme ist doch gewiß die nächstliegende. Sie erscheint mir vom Standpunkte der Gonocöltheorie so lange als ihre notwendige Konsequenz, als man nicht beweisen kann,

daß den Cölomkörperchen der Anneliden vergleichbare Gebilde bei den niederen, acölomen Metazoen, den Zoophyten und „Gonadenwürmern“ nicht vorkommen. Ich bin aber der Meinung, solche Elemente seien in den Gonaden dieser niederen Metazoen außerhalb der Geschlechtszellen wirklich schon vorhanden. Ich glaube also, man braucht die Phagocyten nicht so direkt, wie Meyer das tut, auf Geschlechtszellen zurückzuführen und will das gleich zu begründen versuchen. In diesem Punkte bin ich somit nicht ganz gleicher Meinung wie Meyer, aber ich glaube, eine Verständigung wird leicht sein.

Uebersicht der Beobachtungen über den Ursprung der Cölomocyten und über das Chloragogengewebe.

Wollen wir die Frage nach dem phylogenetischen Ursprung der die sekundäre Leibeshöhle bevölkernden zelligen Elemente zu lösen versuchen, so müssen wir uns vor allem nach ihrer ontogenetischen Entstehung erkundigen. Ich will nun versuchen, aus der ziemlich ausgedehnten Literatur die wichtigsten, die Anneliden betreffenden, Angaben zusammenzustellen. Die Unterscheidung der verschiedenen Formen der Cölomocyten und ihrer physiologischen Bedeutung wird dabei etwas in den Hintergrund treten.

Ray Lankester hat schon 1870 die Vermutung geäußert, daß bei niederen Oligochäten das „yellow glandular tissue“, gemeint sind die chloragogenen Peritonealzellen, etwas mit der Produktion der Körperchen der perivisceralen Flüssigkeit zu tun haben. Er glaubte beobachtet zu haben, daß, wenn wenig lymphoide Zellen vorhanden waren, das Rückengefäß stark mit Chloragogenzellen besetzt war und umgekehrt. Sowohl die geäußerte Vermutung, als auch die ihr zu Grunde liegende Beobachtung wurden indessen von Kükenthal und Mac Intosh angefochten.

In einer Abhandlung über die Endothelien des Regenwurmes von d'Arcy Power (1878) findet sich die kurze Angabe, daß an gewissen Stellen „it seems that these endothelial cells proliferate and give rise to the amoebiform corpuscles which float in the perivisceral fluid“ [1]).

---

1) Ich gestatte mir hier und im weiteren Verlaufe der Darstellung die Lizenz, solche Stellen in Zitaten, die für die von mir

In seinen grundlegenden Beiträgen zur Anatomie der Hirudineen bespricht BOURNE (1884) die Epithelzellen der in Form von Sinussen fortbestehenden Ueberreste des Cöloms bei Clepsine, Pontobdella und Branchellion und bemerkt, daß diese Zellen wohl an manchen Stellen eine kontinuierliche Lage bilden, im übrigen aber in geringerer oder größerer Zahl, bisweilen sämtliche, losgelöst sind und frei in der Lymphe der Sinusse flottieren. Die Gnathobdelliden besitzen keine solchen Zellen.

Im Jahre 1885 beobachtete KÜKENTHAL 1) die Vermehrung von lymphoiden Amöbocyten durch direkte Teilung und 2) ihre Entstehung aus dem Peritonealepithel und zwar auch direkt am lebenden Tier. Letzteren Vorgang resumiert er für Tubifex folgendermaßen:

„Die lymphoiden Zellen entstehen im vorderen Teile des Körpers aus Zellen, welche dem Bauchgefäße und dessen Verzweigungen aufsitzen: es lassen sich dabei zwei Arten der Entstehung konstatieren. Entweder schnüren sich die lymphoiden Zellen von den großen, bindegewebigen, das Bauchgefäß umgebenden Zellen ab, oder sie entstehen durch Loslösen von Zellen der Leibeswand. Diese letzteren sitzen Bauchgefäßästen auf, welche in Zwischenräumen der Längsmuskelschicht liegen, und diese werden durch Ablösen und Fluktuieren der in ihnen liegenden Zellen zu Lymphspalträumen." Die Existenz dieses großzelligen Belages des Bauchgefäßes ist seitdem von VEJDOVSKY und ROSA des entschiedensten bestritten worden.

Auch bei Polychäten konnte er dieselben Entstehungs- und Vermehrungsweisen der Amöbocyten feststellen. Untersucht wurden Arten der Familien der Terebellen, Aphroditeen, Lycorideen, Eriographiden und Aricien.

Bekanntlich hat KÜKENTHAL für diejenigen als Chloragogenzellen bezeichneten Cölothelzellen der Oligochäten, die dem Darm resp. seinen Gefäßen aufsitzen, angegeben, daß sie aus lymphoiden Zellen entstehen

„und zwar durch das Ankleben der runden, homogenen Art derselben an die Gefäßwand; diese werden zu Chloragogenzellen durch Aufnahme von gelbbraunen Körnchen, welche sich aufder Oberfläche der Rückengefäßwand befinden. Mit solchen Körnchen vollständig erfüllte Chloragogenzellen lösen sich los, schwimmen in der Leibesflüssigkeit umher und ihr Inhalt zerfällt in einen schwärzlichen Detritus.

---

erörterten Fragen besonders wichtig sind, durch gesperrten Druck hervorzuheben, auch wenn sie in den Originalarbeiten nicht besonders hervorgehoben sind.

Dieselbe Masse findet sich bisweilen in großer Menge in den Segmentalorganen und wird von diesen wahrscheinlich nach außen befördert."

Dabei nimmt Kükenthal an, daß die Detritusmasse der Segmentalorgane eben jenes Zerfallprodukt der Chloragogenzellen sei. Diese Angaben und Annahmen haben sich, was die erste Entstehung und das letzte Schicksal der Chloragogenzellen anbetrifft, als irrig erwiesen.

Interessant ist die auch von anderen Seiten gemachte Beobachtung Kükenthals, daß den Chloragogenzellen der Oligochäten ähnliche, dem Rückengefäß und seinen Verzweigungen aufsitzende Zellen der Chaetopoda, ebenso wie die Amöbocyten beider Abteilungen, in gewissen Beziehungen zu der Erzeugung der Geschlechtsprodukte stehen. Er konnte die „Chloragogenzellen" bei Polychäten nur in jüngeren Stadien, während der Bildung der Amöbocyten nachweisen.

„Sobald aber die die ganze Leibeshöhle ausfüllenden Geschlechtsprodukte erscheinen, nehmen mit den lymphoiden Zellen auch die Chloragogenzellen ab, während dieses bei Oligochäten nur bei den ersteren der Fall ist."

Kükenthal macht auch darauf aufmerksam, daß die Geschlechtsprodukte an der Wand von Blutgefäßen entstehen und sagt: „Geschlechtsprodukte und lymphoide Zellen haben also einen Ursprung; vielleicht, daß sich später noch innigere Beziehungen zwischen beiden ergeben werden".

Eisig findet (1887) bei den mit Ausnahme von Rudimenten eines Darmsinus (?) blutgefäßlosen Capitelliden zweierlei Cölomocyten (Blutkörperchen) nämlich ungefärbte oder weiße (Leukocyten), die formveränderlich sind und viel zahlreichere, scheibenförmige, gefärbte Cölomocyten. Was ihren Ursprung anbetrifft, so hat Eisig bei Mastobranchus ermittelt, daß die Leukocyten nichts anderes als von wuchernden Partien des Peritoneums abgelöste Elemente sind. Er verweist besonders auf Fig. 15 seiner Taf. 33, die eine Stelle auf einem Schnitte darstellt, „an der im Moment der Abtötung offenbar mehrere solche Elemente im Abschnürungsprozeß begriffen waren." Man sieht schon an den noch nicht losgelösten Zellen amöboide Fortsätze. Auch die gefärbten, scheibenförmigen Cölomocyten entstehen an solchen wuchernden Stellen des parietalen Cölothels. Bei Mastobranchus konnte er in solchen Wucherungen „unzweifelhafte Entwickelungsstadien solcher Scheiben" nachweisen.

Eine andere Quelle der Bildung solcher Blutkörperchen fand er bei Notomastus in der Vermehrung derselben durch mitotische Teilung [1]).

Sehr genaue Untersuchungen über die Entstehung der Cölomocyten bei Polychäten verdanken wir Ed. Meyer, der sie im ersten Teile seiner „Studien über den Körperbau der Anneliden" (1887) veröffentlichte. Er behandelt die Geschlechtsdrüsen und die Bildungsstätten der lymphoiden Zellen bezeichnender Weise unter der gemeinsamen Ueberschrift: Die Peritonealdrüsen und deren Produkte. Die Bildungsstätten der lymphoiden Zellen (Amöbocyten) nennt er Lymphkörperdrüsen. Nach Ed. Meyer sind die Lymphkörperdrüsen der Terebelloiden in ihrem Baue den Geschlechtsdrüsen ähnlich, indem bei beiden die Zellwucherung von einer drüsig modifizierten, plasma- und kernreichen Peritonealschicht ausgeht. Doch fehlt den ersteren die peritoneale Hüllmembran und die Zellgrenzen sind in ihnen ganz verwischt. Nur gegen die Leibeshöhle zu treten die einzelnen Zellen deutlich hervor und infolgedessen erhält das ganze Organ, von dessen Oberfläche sich die Lymphkörperchen ablösen, ein traubenförmiges Aussehen. Diese Lymphkörperdrüsen entwickeln sich

„schon auf einem verhältnismäßig frühen Stadium des Larvenlebens, jedoch zu einer Zeit, wo das Peritoneum bereits seine definitive histologische Struktur erlangt hat; der Vorgang ist dabei ein sehr einfacher und demjenigen ganz ähnlich, wie ihn die Geschlechtsdrüsen am Anfange ihres jedesmaligen Erscheinens beurkunden."

---

1) Nach Kükenthal und Eisig hat schon Leidig 1864 die Entstehung von Blutkörperchen aus dem parietalen Peritoneum beobachtet und als Knospung gedeutet. Die Angaben beziehen sich wohl auf folgende Stelle (p. 67). Im Anschluß an die Bemerkung, daß er sich schon früher für die Entstehung von Blutkügelchen aus dem Epithel der Gefäßwände ausgesprochen, sagt Leydig: „so bemerke ich, daß ich bei durchsichtigen Anneliden beobachtet zu haben glaube, wie jene oben als zelligblasiges Bindegewebe erwähnten und, indem sie den Leibesraum auskleiden, gewissermaßen ein Epithel vorstellenden Zellen, gleichfalls durch Knospung und darauf erfolgende Ablösung Lymphkügelchen entstehen lassen." Es wird dabei auf Fig. 6d Taf. IV, der „Tafeln der vergl. Anatomie" verwiesen, welche das Vorderende von Lumbriculus und die erwähnten Zellen vor dem Gehirn liegend darstellt. Es kann sich nicht um ein Peritoneum handeln.

Ed. Meyer bespricht sodann eingehend ihre Lage und Anordnung und ihre Produkte, die Lymphkörperchen, die in großer Anzahl im Cölom vorkommen. Auch er konstatiert, daß während der Brunstzeit ihre Anzahl im hinteren Thorakalraum und im Abdomen zu Gunsten der sich entwickelnden Geschlechtsprodukte sehr bedeutend abnimmt. Auch E. Meyer hat die Bildung und Ablösung der Lymphkörperchen nicht nur an Präparaten, sondern am lebenden Material beobachtet (vergl. seine Fig. 17, Taf. 27). Bei den Cirratuliden scheinen nach Ed. Meyer die Bildungsstätten der lymphoiden Zellen nicht lokalisiert zu sein. Bei Chaetozone setosa, Cirratulus filigerus und noch einigen anderen Arten fand er, daß die Lymphkörperchen an sehr verschiedenen Stellen des Peritoneums entstehen können, am peritonealen Ueberzug bald dieser, bald jener Muskeln, an den Septen und an den Wänden der Gefäße (besonders der Kiemenvenen und des Vas ventrale). Aehnlich wie die Cirratuliden scheinen sich, was die zerstreute Entstehung der Lymphkörperchen anbetrifft, die Hermellen zu verhalten. Auch für diese (speziell für Branchiomma) gibt Ed. Meyer an, daß zur Zeit der Geschlechtsreife statt der Lymphkörperchen überhaupt fast ausschließlich Eier oder Sperma vorkommen.

Folgende Beobachtungen von Michaelsen (1888) über die Rolle des Chloragogens als Reservenährsubstanz für die sich entwickelnden Geschlechtsprodukte von Stercutus niveus, einem Enchytraeiden, verdienen alle Beachtung.

„Die bedeutende Entwickelung der Chloragogenzellen (bei unreifen Tieren) hat ihren Grund zweifellos darin, daß diese Organe als Vorratsmagazine fungieren. Die in denselben aufgestapelten Körnermassen bilden ein Reservematerial für die Ausbildung der dotterreichen Eier. Die Bildung der Eier geht auffallend rasch vor sich. Anfang August konnte ich noch keine Spur von Ovarien entdecken. Anfang September füllten die Eier schon die ganze mittlere Partie des Wurmleibes aus. In demselben Maße, wie die Eier wachsen, bilden sich die Chloragogenzellen zurück, so daß die Körperenden eines geschlechtsreifen Wurmes durchsichtiger werden, während das unverändert schneeartige Aussehen der mittleren Körperpartieen seinen Grund von da ab in den körnigen, undurchsichtigen Dottermassen der Eier findet."

In seinen ausgedehnten Studien über das Blut und die Lymphdrüsen (1891) beschreibt Cuénot vielfach den Ursprung von Cölomocyten aus dem Peritoneum. Wir kommen bei Anlaß der Mitteilung der Resultate einer neueren Arbeit hierauf zurück und wollen hier nur denjenigen wichtigen

Teil aus der ersten Abhandlung resumieren, der den gemeinschaftlichen Ursprung von Lymphkörperchen und Geschlechtsprodukten aus dem Peritonealepithel bei gewissen Chätopoden betrifft. CUÉNOT schickt eine wichtige These voraus, über die man sich — wie mir scheint sehr mit Unrecht! — von einer Seite lustig gemacht hat.

„En tout cas, quelle que soit leur place, les produits génitaux sont homologues des globules sanguins, puisqu'ils sont formés comme eux par des glandes dérivées du péritoine. Mais cette homologie purement subjective et tout à fait palpable dans plusieurs groupes de Polychètes, chez lesquels les œufs se forment aux dépens mêmes des glandes lymphatiques péritonéales."

Als schönstes Beispiel citiert CUÉNOT das der Aphroditeen. Wenn man ein eine weibliche Gonade tragendes Fragment eines Septums von Aphrodite untersucht, so konstatiert man

„avec la dernière évidence que les œufs sont développés au sein même des amas lymphatiques; les œufs, presque tous à maturité ou tout au moins au même stade, font saillie au milieu des cellules amiboïdes et granuleuses. . . ." „Un assez grand nombre de celles-ci renferment du vitellus en granules jaunes ou incolores et jouent ainsi le rôle de cellules vitellogènes."

Aehnliche Verhältnisse konstatierte CUÉNOT bei Hermione, Chaetopterus und Marphysa.

VEJDOVSKY (1888—1892) teilt in seinen „Entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen" folgendes über den Ursprung von Cölomocyten bei Rhynchelmis mit.

„In jungen Würmern von Rhynchelmis sieht man sowohl an der Leibeswand als an den Dissepimenten sehr flache Peritonealzellen, zwischen welchen einzelne wuchernde Elemente in die Leibeshöhle hineinragen. Dieselben trennen sich sehr frühzeitig los, fallen in die bisher enge Leibeshöhle, wo sie zu großen Zellen heranwachsen, die durch ihre knäuel- und lappenförmige Gestalt sehr auffallend sind" (Amöbocyten). „Es sind die ersten Wanderzellen."

Auch noch VEJDOVSKY glaubt, daß die zu Chloragogenzellen modifizierten Cölothelzellen sich loslösen und durch neu sich ansiedelnde Lymphoidzellen (Wanderzellen) ersetzt werden.

Im Jahre 1894 machte SCHÄPPI ausführliche Mitteilungen über die Entstehung der cölomatischen Lymphzellen (Amöbocyten) von Ophelia radiata, die sich durch den Besitz von sehr vielen Pseudopodien auszeichnen und einen actinophrysähnlichen Habitus zeigen. Auch er gelangt zu dem Resultat, daß

sie vom Peritoneum abstammen und zwar dort, wo dieses auf das Kiemengefäß übergeht. Hier beobachtet man auf Querschnitten dicht aneinander gedrängte, spindel- oder linsenförmige Zellen, die der Gefäßwand in einer oder mehreren Schichten aufsitzen. „Wo das letztere der Fall ist, zeigen die periphersten Zellen meist einen lockeren Zusammenhang miteinander, und zahlreiche Stellen deuten mit Sicherheit auf eine Ablösung derselben hin.“ Der anstoßende, größere Teil der Peritonealauskleidung des Kiemengefäßes ist als Genitaldrüse entwickelt.

Für die weitere Differenzierung der sich loslösenden Lymphzellen in stäbchenführende und stäbchenlose muß ich auf das Original verweisen. Dagegen sei noch erwähnt, daß nach Schäppi das eigentümlich differenzierte, chloragogenführende Peritoneum, das den abdominalen Darm resp. den ihn umgebenden Blutsinus und die Nephridien auskleidet, gegen die Leibeshöhle sich in zahlreichen Falten und Wülsten erhebt, die oft nur durch dünne Stiele mit der Unterlage verbunden sind. „Es deutet dieser Umstand mit großer Wahrscheinlichkeit darauf hin, daß diese Falten sich schließlich loslösen; diese Annahme wird aber zur Gewißheit, indem es in der Tat gelingt, die abgelösten Zellhaufen in der Leibesflüssigkeit nachzuweisen.“ Unzweifelhaft können sich auch einzelne Chloragogenzellen loslösen.

Racovitza hat (ebenfalls 1894) die Entstehung der Cölomocyten von Micronereis variegata Clap. beschrieben. Er schickt voraus, daß er niemals eine Teilung der freien Amöbocyten bei den von ihm untersuchten (weiblichen) Tieren beobachtet habe. Dagegen konnte er leicht feststellen, daß sie von der noch nicht differenzierten Mesodermmasse des jeweilen am fortwachsenden Schwanzende in Bildung begriffenen neuen Segmentes abstammen. Zwischen der doppelten Reihe von Kernen, welche das splanchnische und somatische Mesoderm darstellen, finden sich isolierte Zellen („cellules isolées“), deren Umwandlung zu Amöbocyten er auf Serienschnitten verfolgen konnte. In derselben Mesodermmasse bilden sich auch die Mutterzellen der Eier.

In seinen verdienstvollen Beiträgen zur Anatomie von Clepsine beschrieb Oka (1894) — und nach ihm (1897) Kowalevsky — zwei Sorten von Cölomocyten, nämlich erstens kleinere freischwimmende, es sind die gewöhnlichen Lymph- oder Blutkörperchen der Hirudineen, die auch im Blutgefäßsystem vorkommen, und zweitens große Zellen (die „cellules acides“ von Kowalevsky), die auf das Cölom beschränkt sind. Bei erwachsenen Tieren

kommen diese letzteren sowohl frei als wandständig vor. Die Untersuchung junger Tiere jedoch lehrt, daß sie alle ursprünglich festsitzend sind und ein Epithel bilden und sich erst später von der Wandung losreißen, um frei zu werden (Uebereinstimmung mit BOURNE). Bei einer „brütenden" Clepsine tesselata fand OKA keine festsitzenden Zellen mehr. Sowohl die freischwimmenden als die festsitzenden vermehren sich durch amitotische Teilung.

Auch LIM BOON KENG läßt (1895) die Cölomocyten von Lumbricus terrestris, wenigstens teilweise, vom Endothel des Cöloms abstammen.

In seiner Arbeit über den Blutumlauf bei Piscicola und Callobdella (1896) sagt JOHANSSON, daß die Lymphzellen des Cöloms „ganz gewiß von freigewordenen Cölomepithelzellen her" stammen.

GUIDO SCHNEIDER, einem Schüler von KOWALEVSKY, verdanken wir vorzügliche Untersuchungen über Phagocytose, Chloragogenbildung und Exkretion bei Anneliden, die uns nach manchen Richtungen lebhaft interessieren. Die erste, 1896 erschienene Abhandlung beschränkt sich auf die Oligochäten.

Bei Perichaeta indica fand Verf. vom 26. Segmente an in einer Reihe von Segmenten an der Vorderseite der Dissepimente rechts und links am Rückengefäße phagocytäre Lymphdrüsen. Es sind hohle, baumförmig verästelte Gebilde, „deren Zweige bei älteren Exemplaren so dicht aneinander liegen, daß das ganze den Eindruck einer von zahlreichen Kanälen und Lakunen durchsetzten gelappten Zellmasse macht", in welche Muskelfasern vom Dissepimente her hineintreten. Das diese Lymphdrüsen zusammensetzende Zellmaterial ist, abgesehen von den Muskelfasern, verdicktes Peritonealepithel. Die oberflächlichen Zellen springen kuppenförmig in die Leibeshöhle vor. Von ihnen werden Leukocyten gebildet. Die Frage hingegen, ob bei Perichaeta alle Leukocyten „ausschließlich aus den Lymphdrüsen stammen, oder ob sie auch von anderen Teilen des Peritonealepithels gebildet werden", muß SCHNEIDER offen lassen. Die Zellen der Lymphdrüsen haben nach SCHNEIDER sicher eine verdauende Wirkung.

In dem Abschnitt über Allolobophora sagt der Verfasser:

„Ob Zellen des Peritonealepithels selbst Fremdkörper aufnehmen, ob also das ganze Peritonealepithel der Regenwürmer als Lymphdrüse fungiert, indem es Phagocytose zeigt und Leukocyten entstehen läßt; diese Frage kann ich bis jetzt noch nicht endgültig bejahen, obgleich es mir wahrscheinlich scheint, daß dem so ist."

Schneider hat die Chloragogenzellen der Oligochäten mit den neuesten Methoden untersucht. Mit dem Lymphsystem und mit den Lymphzellen haben sie durchaus nichts zu tun. Sie dienen zur Regulierung der Nahrung und „sind höchst wahrscheinlich der Aufbewahrungsort für Reservenahrung, welche sie aus den Blutlakunen der Darmwand und aus den Blutgefäßen, welchen sie aufsitzen, entziehen“. Sie vermögen auch gelöste Stoffe aus der Leibeshöhle zu resorbieren. Verf. hält das Chloragogengewebe für wahrscheinlich homolog dem Botryoidalgewebe der Hirudineen. Funktionell ähnlich sei auch das Fettgewebe und das Lebergewebe der Wirbeltiere.

„Der Umstand, daß bei hungernden Regenwürmern die Chloragogenzellen blasser und unscheinbar werden, spricht dafür, daß sie die in ihnen aufgespeicherten Reservestoffe wieder an das Blut zurückgeben können, ohne sich abzulösen und in der Leibeshöhle digeriert zu werden, wie Cuénot meint.“

Im Jahre 1899 berichtete Guido Schneider über an Polychäten angestellte Untersuchungen. „Die lymphoiden Organe, d. h. jene phagocytären Organe, die die Leukocyten entstehen lassen und modifizierte Teile des Peritonealepithels sind“, zeigen nach ihm bei den sedentären Polychäten eine große Konstanz. Er teilt sie in zwei Gruppen ein. „Erstens die schon von E. Meyer beschriebenen »Lymphkörperdrüsen oder Bildungsstätten der lymphoiden Zellen« und zweitens die Peritonealumhüllung der Blutgefäße, die bei einigen Arten nachgewiesenermaßen phagocytär ist und in diesem Falle vielleicht auch freie Phagocyten liefert.“ Letzteres sei zwar unbewiesen, aber recht wahrscheinlich. Verf. weist nach, daß die letztere Gruppe bei Travisia und Arenicola aus Zellen besteht, die den Chloragogenzellen der Oligochäten ihrem Inhalte und zum Teil wohl auch ihrer Lage nach entsprechen, die aber zugleich noch als Phagocyten fungieren, während die Chloragogenzellen „der Oligochäten, soweit bisher bekannt ist, nur der Aufnahme gelöster Substanzen, der Aufspeicherung von Reservenahrung und Abgabe derselben in flüssigem Zustande an das Blut oder die Leibeshöhlenflüssigkeit dienen“. Von einer Homologie der verschiedenen lymphoiden Organe der Oligochäten kann nach Schneider keine Rede sein, sie stimmen miteinander und mit denen der Polychäten nur darin überein, daß sie nichts anderes als modifiziertes Peritonealepithel sind. Dagegen macht Schneider auf die weite Verbreitung, Konstanz und nahe Be-

ziehung der MEYERschen Lymphkörperdrüsen zu den Gonaden bei den Polychäten aufmerksam. Er hat den Eindruck, daß es morphologisch alte Gebilde sind.

Im Jahre 1897 veröffentlichte CUÉNOT eine zusammenfassende und kritische Studie über die Blutkörperchen und die lymphoiden Organe der wirbellosen Tiere, mit eigenen neuen Untersuchungen. In dieser Studie sind die langjährigen, bis auf das Jahr 1890 zurückgehenden, eigenen, einschlägigen Arbeiten des Verfassers sowohl als diejenigen anderer Forscher, besonders die bekannten Untersuchungen von KOWALEVSKY und seiner Schüler, verwertet. Dabei hält CUÉNOT allerdings die der Leibeshöhle und die dem Blutgefäßsystem angehörenden Gebilde nicht scharf auseinander, da der Hauptzweck, den er verfolgt, nicht ein morphologischer, sondern ein physiologischer ist.

Sehr charakteristisch ist ein Ausspruch, der sich gleich anfangs findet: Es ist sehr exakt, wenn man sagt, daß eine lymphoide Drüse aus zu einem fixen Organ mit bestimmter Funktion zusammengruppierten Amöbocyten besteht, es ist aber auch ebenso exakt, wenn man sagt, daß die freien Amöbocyten ein lymphoides Organ darstellen, dessen Zellen zerstreut und losgelöst von einander in einer Flüssigkeit flottieren.

Gemeinsam sei allen lymphoiden Organen das, daß sie aus, den Maschen eines bindegewebigen Gerüstes eingelagerten, Ansammlungen von Zellen bestehen, die mit den freien Blut- oder Lymphkörperchen identisch sind. Die Organe werden entweder vom Blute durchspült oder von der Leibesflüssigkeit umspült.

CUÉNOT unterscheidet vier Hauptkategorien von Lymphoidorganen:

1) Solche, welche neue Blut- oder Lymphkörperchen bilden (cytogene Organe, „organes globuligènes").

2) Anhäufungen von Zellen, die im stande sind, phagocytär feste Körper, die in ihren Bereich kommen, in ihr Plasma aufzunehmen und sie eventuell zu verdauen (phagocytäre Organe).

3) Organe, welche, wie die Cölomamöbocyten, die Aufgabe haben, gewisse gelöste Exkretionsprodukte zu eliminieren (organes lympho-rénaux oder reins lymphoides).

4) „Komplette" Organe, die aus Zellen bestehen, die an Ort und Stelle sich genau so umgestalten, wie die freien Amöbocyten in der Blut- oder Lymphflüssigkeit; ihr Aussehen und ihre Funktion

sind also wechselnd, und sie widmen sich also weder ausschließlich der Aufgabe, neue Blut- oder Lymphkörperchen zu erzeugen noch ausschließlich der Phagocytose.

Ueber die Rolle der Amöbocyten (Lymphkörperchen) finden wir bei Cuénot folgendes Résumé. Ganz allgemein dienen sie zur Phagocytose. Dann dienen sie gelegentlich, gewissermaßen als flottierende Nierenzellen, zur Exkretion, indem sie aus dem umgebenden Medium gelöste Zersetzungsprodukte aufnehmen und in ihrem Protoplasma aufspeichern. Sie haben ferner sehr häufig die Aufgabe, acidophile oder basophile Körnchen in ihrem Plasma zu bilden und anzuhäufen, die dann später degenerieren und zerfallen und sich zweifellos in der umgebenden Blut- oder Lymphflüssigkeit auflösen. Die physiologische Bedeutung dieser Körnchen ist so gut wie unbekannt, und ihre chemische Natur wechselt von Abteilung zu Abteilung. Sicher ist, daß sie wegen ihres sehr häufigen Vorkommens im Tierreich eine wichtige Rolle spielen.

Was den Ersatz der Amöbocyten anbetrifft, so geschieht er nach Cuénot in doppelter Weise: 1) Die jungen freien Amöbocyten teilen sich selbst, bald vorwiegend mitotisch, bald vorwiegend amitotisch. 2) Sie entstehen in besonderen, cytogenen Organen (organes globuligènes, lymphoide Drüsen), deren Zellen sich mitotisch teilen und sich später vom Organ loslösen, um frei zu flottieren. In einigen Fällen fahren sie auch nach der Loslösung noch eine Zeit lang fort, sich zu teilen.

Speziell bei den Oligochäten geschieht der Ersatz der cölomatischen Amöbocyten nur durch Teilung der freien Elemente. Lymphdrüsen fehlen. Das Chloragogengewebe gehört nicht in die Kategorie der cytogenen Organe; „les cellules chloragogènes sont des cellules excrétrices acides (rein à indigo) qui déversent leur produit dans le coelome sans se détacher de leur substratum" (gegen Kükenthal und gegen seine eigene früher geäußerte Meinung, daß die Amöbocyten von Chloragogenzellen abstammen).

Im Jahre 1897 untersuchte Goodrich die Cölomocyten von Enchytraeus hortensis. Er fand 3 Sorten: 1) Amöbocyten, frei flottierend oder auf den inneren Oberflächen der Cölomwand kriechend. 2) Viel größere, ovale, abgeplattete Cölomocyten. Diese kommen entweder flottierend vor, oder sie sind an der Cölomwand durch einen kurzen, offenbar kutikularen Stiel befestigt, dessen Rest man auch fast immer an den frei flottierenden Körperchen erkennen kann. Ueber ihren mutmaßlichen Ursprung sagt Goodrich:

„Although my observations as to the origin of these corpuscles are unfortunately neither complete nor conclusive, yet I am strongly inclined to believe, that they arise from the coelomic epithelium lining the body wall and septa.“

3) Cölomocyten, die vielleicht nur eine Varietät von 2 sind, die im Innern einen kegelförmigen Körper enthalten, der aus einem langen, aufgerollten Faden durchsichtiger und homogener Substanz besteht. Auch diese Körperchen kommen bald frei, bald mit einem Stiel an der Cölomwand befestigt vor, und auch für sie gelangt der Verfasser zu der Annahme, daß sie vom Cölothel aus gebildet werden.

Daß die Chloragogenzellen der Oligochäten aus lymphoiden Körperchen (Kükenthal) oder die lymphoiden Körperchen aus Chloragogenzellen (Cuénot) hervorgehen, hat Rosa schon 1896 und sodann wieder 1898 des entschiedensten bestritten. Es existiert gar kein genetischer Zusammenhang zwischen beiden. Was die Entstehung der Cölomocyten anbetrifft, so sagt Rosa, daß wir beim gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse die Existenz von Lymphkörperchen produzierenden Organen bei erwachsenen Oligochäten weder leugnen noch bejahen können.

Beiläufig bemerkt, behauptet Rosa, daß die Lymphkörperchen von Tubifex im normalen Zustand fast unbeweglich sind. Die lebhafteren amöboiden Bewegungen treten seiner Ansicht nach erst außerhalb des Körpers, sei es in der physiologischen Flüssigkeit, sei es in der eigenen Lymphe, auf.

In seinen sorgfältigen histo- und organogenetischen Untersuchungen über Regenerationsvorgänge bei Lumbriciden (1898) konstatierte Hescheler das massenhafte Vorhandensein von Lymphzellen in der Leibeshöhle der vordersten Segmente von Tieren, denen er die 5 ersten Segmente abgeschnitten hatte. Er konnte in einigen Fällen in der Nähe der Wundstelle und des Narbengewebes Pakete von Zellen entdecken, die vollkommen den frei flottierenden Lymphzellen gleichen. Es fiel ihm nun weiter auf,

„daß in den nach hinten zunächst folgenden Segmenten, also vom 6. weg nach hinten zu, ganz ähnlich angeordnete Zellen von demselben Bau und denselben Kernverhältnissen in regelmäßigem Verbande als Besatz von Blutgefäßen, häufig in Verbindung mit einer Dissepimentwandung, sich fanden.“

Es kann nach Hescheler kein Zweifel darüber herrschen,

daß alle diese beschriebenen Zellen Gebilde sind, welche in dieselbe Kategorie gehören, und es liegt ihm

„die Vermutung nahe, daß die genannten Pakete von Zellen nur als abgelöste Teile jener oft stark verzweigten und weit in die Leibeshöhle hineinreichenden Zellverbände oder Wucherungen, die sich im Anschluß an die Wandungen der Dissepimente und Blutgefäße finden, aufzufassen seien.

Diese Wucherungen könnten die Herde der Neubildung von Lymphzellen sein, und damit würde der auffällige Reichtum an lymphoiden Zellen in den betreffenden Segmenten zu der Zeit des Beginnes der Regeneration im Einklang stehen. Doch möchte HESCHELER in dieser Frage noch keinen sicheren Entscheid treffen.

In den nach dem frühen Tode des Verfassers erschienenem Hirudineenstudien (1899) beschreibt GRAF die Entstehung der von ihm als „Exkretophoren“ bezeichneten Cölomamöbocyten der Hirudineen aus dem Endothel des Cöloms. Er hat direkt gesehen, wie sie sich von ihrer Anheftungsstelle loslösen. Bei Nephelis entstehen sie wahrscheinlich aus der Wandung der Ventrallakune. Bei Clepsine entstehen sie im dorsalen Sinus, und hier beschreibt GRAF und bildet ab „alle Uebergänge von einer festsitzenden Endothelzelle bis zu einer freischwimmenden Lymphzelle“.

In ihren Untersuchungen über die Exkretion bei einigen Anneliden (1899) sprechen WILLEM und MINNE dem Chloragogenzellengewebe beim Regenwurm jede Bedeutung als Behälter von Reservenährstoffen ab und schreiben ihm eine ausschließlich exkretorische Funktion zu. Die Chloragogenzellen häufen kontinuierlich Guaninkörnchen an. Ihre exkretorische Funktion üben sie periodisch aus, indem sie lösliche Substanzen in die Leibeshöhle entleeren. Gelegentlich fallen ihre vorragenden Teile selbst in die Leibeshöhle und werden dann von den phagocytären Amöbocyten aufgenommen. Doch gibt es gewisse Peritonealzellen, die durch Aufspeicherung von Glykogen die Rolle von Behältern von Reservenahrungsstoffen spielen. Verfasser schreiben auch dem Botryoidalgewebe der Hirudineen, das sie dem Chloragogengewebe der Oligochäten vergleichen, ausschließlich exkretorische Funktionen zu.

Zu abweichenden Resultaten ist indessen WILLEM im nämlichen Jahre bei der Untersuchung der Chloragogenzellen gelangt, die bei den erwachsenen Arenicoliden gewisse Gefäße,

besonders aber Büschel von Gefäßzotten bekleiden, die dem Bauchgefäß seitlich aufsitzen. Im Gegensatz zum Regenwurm enthalten sie neben harnsaurem Natron und Pigmentkörnchen auch Fett. Ihre Rolle ist also eine doppelte, die Aufspeicherung von Reservenährstoffen und die, dem Blutgefäßsystem Zersetzungsprodukte zu entziehen. Sowohl was den Zellinhalt, als was die Funktion anbetrifft, findet Verfasser eine ebenso frappante wie unerwartete Analogie zwischen dem Chloragogenepithel von Arenicola und dem Fettkörper der Insekten. Das in den Chloragogenzellen von Arenicola enthaltene Fett stammt zweifellos aus dem Blute des absorbierenden Darmblutsinus.

In seiner so oft zitierten neuen Serie von „Studien über den Körperbau der Anneliden“ (1901) gibt Ed. Meyer eine vortreffliche Uebersicht über die aus dem Peritonealepithel hervorgehenden, freien Cölomzellen und die cölothelialen Phagocytärorgane. Er bezeichnet die ersteren im Gegensatz zu den in der primären Leibeshöhle von Larven gelegentlich beobachteten amöboiden Wanderzellen als sekundäre Wanderzellen und unterscheidet drei Hauptformen derselben, nämlich:

1) Die sogenannten lymphoiden Zellen oder Phagocyten, deren Funktionen hinlänglich bekannt seien.

2) Nicht amöboid bewegliche, runde oder ovale, häufig linsenförmig abgeflachte Zellen, die mit körnigen oder öltropfenartigen Einschlüssen überfüllt sind. Sie treten in der Leibeshöhlenflüssigkeit gleichzeitig mit dem Erscheinen der jungen Geschlechtsprodukte in überaus reichlicher Menge auf und führen offenbar den letzteren die zu ihrer Reifung notwendigen Nährstoffe zu, weshalb man sie Nährzellen nennen kann. Diese Elemente verschwinden, wenn alle im Körper vorhandenen Eier oder Spermatozoen ihre endgültige Ausbildung erreicht haben, indem sie sich vollkommen auflösen.

3) Eine dritte Form von Cölomzellen nennt Meyer Cölomhämocyten. Sie kommen vornehmlich im Cölom blutgefäßloser Anneliden vor, enthalten nicht selten hämoglobinartiges Pigment und spielen die Rolle der roten Blutkörperchen höherer Tiere.

Die Phagocytärorgane faßt Meyer als einstmalige Bildungsstätten von lymphoiden Zellen auf, von Zellen, die sich einstmals auch loslösten, dies aber jetzt nicht mehr tun, sondern sessil bleiben.

Ich habe mich in der vorstehenden Uebersicht hauptsächlich darauf beschränkt, Literaturangaben zu zitieren, welche die Entstehung der freien Cölomocyten betreffen und dann auch solche, wenigstens die wichtigsten unter ihnen, welche das Chloragogengewebe betreffen. Dagegen habe ich darauf verzichtet, die sehr ausgedehnte Literatur über die verschiedenen Formen der Cölomocyten, über die chemische Natur ihrer Einschlüsse und über ihre wahrscheinliche funktionelle Bedeutung ausführlich zusammenzustellen. Die Uebersicht, die Meyer gegeben hat, wäre, wie ein genaueres Studium dieser Literatur ergibt, dahin zu berichtigen resp. zu ergänzen, daß den Amöbocyten vielfach nicht nur exkretorische und depuratorische Bedeutung zukommt, sondern daß sie vielfach daneben noch als Träger von Fett- oder Oeltröpfchen, von glykogen- und vielleicht auch eiweißartigen Einschlüssen eine ernährende Rolle spielen. Die verschiedenen Formen von Cölomocyten lassen sich nicht immer scharf auseinanderhalten, weder morphologisch noch physiologisch. Besonders interessant ist in dieser Beziehung das von Goodrich (1899) nachgewiesene Vorkommen von amöboiden und zugleich phagocytären roten Blutkörperchen im Cölom von (blutgefäßlosen) Glyceriden.

Uebersicht der fixen und der freien, endotropisch erzeugten Bestandteile der Cölomsäcke der Anneliden.

An den paarigen und typisch metamer angeordneten Cölomsäcken der Anneliden, die wir vom Standpunkte der Gonocöltheorie als erweiterte Sackgonaden niederer Metazoen betrachten, können wir unterscheiden: erstens die Wand, zweitens den aus Lymphe und in dieser flottierenden Cölomocyten gebildeten Inhalt, drittens exotropische[1]) Bildungen, welche die Cölomsäcke nach außen, gegen die umliegenden Gewebe erzeugen. Diese letzteren Bildungen werden im dritten Abschnitte der vorliegenden Schrift einläßlich besprochen.

---

1) Die glücklichen Bezeichnungen „exotropisch" und „endotropisch" hat mir Herr Kollege Hescheler vorgeschlagen.

1. Die Cölomwand (Peritoneum, Cölothel, Endothel der Leibeshöhle).

An der Cölomwand, die ein Epithel (Cölothel, HAECKEL) ist, kann man selbst wieder unterscheiden: 1) die Bildungsstätten sich loslösender, in die Cölomhöhle fallender Cölomocyten, die sog. cytogenen Organe und 2) die fixen Bestandteile der Cölomwand.

A. Die cytogenen Organe (cytogenen Cölothelstrecken). Sie sind vom Standpunkte der Gonocöltheorie die ältesten und wichtigsten Bestandteile der Cölomwand. Unter ihnen ist selbst wieder das ursprünglichste und vornehmste das Keimlager der Geschlechtszellen.

a) Das Keimlager der Geschlechtszellen besteht aus lokalen Wucherungen bestimmter Zellgruppen der Cölomwand. In diesen Wucherungen werden durch Zellteilung in erster Linie die Ei- und Spermamutterzellen, sodann aber auch diese eine Zeitlang umhüllende Belegzellen und manchmal auch sie mit Nahrung versorgende Nährzellen gebildet.

b) Zu den cytogenen Organen gehören sodann die lokalisierten oder diffusen Lymphoiddrüsen. Die Zellen, die sie liefern, sind die amöboiden und phagocytären Lymphkörperchen (Amöbocyten) des Cöloms.

B. Die fixen Bestandteile der Cölomwand sind

a) die phagocytären Organe oder phagocytären Cölothelstrecken. Ich fasse sie mit ED. MEYER als Lymphoiddrüsen auf, deren Zellen sessil bleiben, sich nicht als freie Amöbocyten loslösen, sondern an ihrer Bildungsstätte verharrend, ihre phagocytären Funktionen ausüben. Bei einläßlicher Prüfung der einschlägigen Beobachtungen gewinnt man die Ueberzeugung, daß zwischen Lymphdrüsen und phagocytären Organen eine scharfe Grenze zu ziehen ein Ding der Unmöglichkeit ist, indem die in den ersteren erzeugten Amöbocyten nicht selten schon phagocytär werden, bevor sie sich loslösen und indem bei den letzteren eine Loslösung der sonst vorwiegend sedentär bleibenden Phagocyten häufig vorzukommen scheint.

b) Die chloragogenen Organe oder Cölothelstrecken reihen sich an die phagocytären an, indem die Phagocytose bei einzelnen Formen des Chloragogenepithels nachgewiesen wurde. Die Loslösung von ganzen Chloragogenzellen oder von in das Cölom vorragenden Bäuchen solcher Zellen scheint eine Aus-

nahmeerscheinung zu sein und nur bei absterbenden, unmittelbar vor ihrem Untergang und Zerfall stehenden Elementen vorzukommen.

c) Cölothelzellen oder Cölothelstrecken mit verschiedenartigen anderen, unter anderen auch als Reservenahrung aufgestapelten Einschlüssen.

d) Einfaches Wand- oder Tapetenepithel, das bekannte flache, aus platten Riffzellen zusammengesetzte Endothel der Leibeshöhle, von dem keine weitere Funktion als die, die Wand der Cölomsäcke und die Begrenzung gewisser Bluträume zu bilden, bekannt ist.

2. Der Inhalt der Cölomsäcke.

Die Cölomsäcke sind mit einer Lymphflüssigkeit erfüllt, die in erster Linie ernährende, in zweiter Linie exkretorische Bedeutung hat. Diese Lymphe stammt aus dem resorbierenden Abschnitt des Darmes, aber nicht direkt, sondern durch Vermittelung des das epitheliale Darmrohr umgebenden Blutsinus, der in ursprünglicher oder modifizierter Form bei fast allen Anneliden vorhanden ist.

In der Cölomlymphe flottieren die zahlreichen verschiedenen Cölomocyten, die in drei Hauptkategorien zerfallen: 1) die Geschlechtszellen (Ei- und Samenmutterzellen), 2) die verschiedenen Formen von formveränderlichen Amöbocyten (Lymphkörperchen) und 3) die verschiedenen Formen von formbeständigen, rundlichen oder scheibenförmigen Cölomkörperchen, die bald Hämoglobin (Cölom-Hämocyten), bald Fett- oder Oeltropfen (Eläocyten), bald Glykogen oder Eiweißkörperchen oder verschiedene andere, chemisch noch nicht genauer ermittelte Stoffe enthalten.

Die ältesten und vornehmsten Cölomocyten, gegenüber welchen die übrigen gleichsam als Dienerschaft erscheinen, sind die Geschlechtszellen, die, nachdem sie genügend ausgestattet worden sind, aus dem Gonocöl nach außen treten und sich zu neuen Individuen der Tierart, der sie angehören, entwickeln sollen. Sie entstehen aus den Keimdrüsenbestandteilen der Cölomwand, die gewöhnlich erst spät als besondere Organe der Cölomwand deutlich werden, wahrscheinlich aber in Wirklichkeit schon frühzeitig in unscheinbaren Anlagen gesondert sind, aber so lange schlummern, bis der Körper erwachsen und befähigt ist, für die hinreichende Ernährung der sich nun rasch und ergiebig bildenden Geschechtsprodukte zu sorgen.

Auch die übrigen Cölomocyten entstehen aus entweder lokalisierten oder zerstreuten Stellen der Cölomwand, vor allem die Amöbocyten. In der Tat ist aus den im vorigen Abschnitte zusammengestellten Literaturangaben ersichtlich, daß mit Bezug auf den Ursprung der Amöbocyten aus dem Cölothel eine seltene Uebereinstimmung herrscht. Angaben über einen anderweitigen Ursprung der Anneliden-Cölomocyten habe ich überhaupt nicht gefunden.

Auch für die formbeständigen Cölomocyten wird angegeben, daß sie vom Cölothel stammen. Doch sind diese Angaben noch ganz vereinzelt.

Für beide Hauptkategorien von Cölomocyten kann als sicher angenommen werden, daß, wenn sie ursprünglich aus dem Cölothel entstehen, sie sich doch selbst wieder, wenigstens in der ersten Zeit nach ihrer Loslösung, durch mitotische oder amitotische Zweiteilung vermehren.

Kammerung der Cölomsäcke. Die ursprünglich einheitlichen Cölomsäcke können in verschiedener Weise sich in Abteilungen oder Kammern gliedern, die ihren Charakter durch einen prädominierenden Bestandteil der Cölomwand erhalten. So spricht man von Nierenkammern, und so kann man von Geschlechtskammern sprechen. Die letzteren sind bekanntlich bei den Hirudineen besonders scharf vom übrigen Cölom, das sich in Form von Sinussen erhält, abgetrennt. Man kann sagen, daß in dem Maße als die ursprünglichen Sackgonaden sich zu den großen Leibeshohlräumen entwickelten, ihre alten rechtmäßigen Insassen, die Geschlechtszellen, sich immer mehr in Nebenstübchen zurückzogen, in welchen sie wieder so ausschließlich wohnungsberechtigt blieben, wie in den alten, noch nicht ausgedehnten, kleinen und engen Wohnstätten. Man nennt sie denn auch schlechthin wieder Gonaden, Geschlechtsdrüsen, Hoden oder Eierstöcke.

Die Rolle der verschiedenen Komponenten der Cölomsäcke.

Ueber die Rolle der Keimlager und der sich von ihnen loslösenden Geschlechtszellen brauchen wir nichts zu sagen.

Im übrigen ist die Bedeutung der Cölomsäcke eine doppelte, nämlich erstens eine ernährende und zweitens eine exkretorische. Bei den Anneliden, die eines Blutgefäßsystems entbehren, kommt noch als dritte die respiratorische hinzu.

Die ursprüngliche Funktion, die einst den Cölomsäcken fast ausschließlich zukam, ist die ernährende; sie dürfte auch jetzt noch prädominieren. Durch die große Ausdehnung der Gonocölsäcke ist auch ihre ernährende Bedeutung weit über das ursprüngliche Maß hinaus eine erweiterte und ausgedehnte geworden. Die das Cölom erfüllende Flüssigkeit dient teilweise, oder bei fehlendem Blutgefäßsystem ausschließlich, zur Ernährung aller der zahlreichen Organe, deren Oberfläche sie nunmehr bespült, nachdem die Cölomsäcke sich überall zwischen Darmepithel und Körperwand so breit gemacht haben. Im Dienste der Ernährung stehen außerdem alle die zahlreichen fixen oder freien Cölomocyten, die irgendwelche Nahrungsstoffe in gelöster oder in fester Form enthalten, sei es daß sie die Nahrung aufspeichern, sei es daß sie dieselbe transportieren.

Wenn nun die ernährende Bedeutung der Cölomsäcke zweifellos eine weit über die ursprüngliche, die sich ausschließlich auf die Ernährung der Geschlechtszellen erstreckte, hinausgehende, ich möchte fast sagen allgemein somatische geworden ist, so bleibt doch die ursprüngliche die vornehmste Funktion, wie aus den vielfach ermittelten Beziehungen zwischen der Ausbildung der Geschlechtsprodukte einerseits und dem Verhalten der übrigen freien Cölomocyten, sowie der Resorption der in fixen Zellen aufgestapelten Reservenahrung andererseits erhellt. Diese Beziehungen noch eingehender zu ermitteln, wäre eine ebenso dankbare wie zeitgemäße Aufgabe.

In dem Maße als das Cölom aus einer Gonadenhöhle zu einer großen Körperhöhle geworden ist, hat es notwendig allmählich auch die zweite Funktion weiter ausbilden müssen, die exkretorische. Wenn die Sackgonaden, was mir wahrscheinlich ist, ursprünglich schon auch die Behälter ihrer eigenen Exkrete waren, so sind jetzt ihre Derivate, die Cölomsäcke, mit ihren vielfachen und mächtigen Differenzierungsprodukten, den fixen, den endotropischen und den exotropischen, eben auch zu großen Exkretionsbehältern des ganzen Körpers geworden, aus denen die Nephridien mit ihren neugebildeten Nephrostomata, oder die Nephromixien, die Exkretionsprodukte nach außen leiten. Denn mit der zunehmenden Bedeutung der Cölomsäcke als Exkretbehälter mußte auch zunehmende Fürsorge für die Ausleitung Hand in Hand gehen. Die verschiedenen Bestandteile der Cölomsäcke müssen sich um so intensiver in den Dienst der Epuration und Exkretion stellen, als die Cölomsäcke ja fortfahren, die die Geschlechtszellen bereitenden und ernährenden Organe zu sein.

Sehr bemerkenswert und im allgemeinen zutreffend ist, was Carl Grobben 1888 über die Bedeutung der „sekundären Leibeshöhle“, d. h. des Cöloms der Anneliden, sagte:

„Obwohl die exkretorische Funktion des Peritoneums eine sehr ausgedehnte ist und, abgesehen von der Bedeutung der Peritonealbekleidung als Ursprungsstätte der Genitalprodukte, auch eine ursprüngliche zu sein scheint, infolge davon die in der Leibeshöhle enthaltene Flüssigkeit mit ihren Körperchen in einem großen Teile als Exkretionsprodukt betrachtet werden muß, so kann doch nicht bezweifelt werden, daß die funktionelle Bedeutung der Leibesflüssigkeit und ihrer Körper noch eine andere ist, und zwar jene von Lymphe und Blut, somit eine nutritive und respiratorische. Die Ansicht ist auch diejenige, welche am allgemeinsten angenommen wird, wozu nicht wenig die in die Augen fallende Aehnlichkeit dieser Flüssigkeit mit ihren lymphoiden Zellen mit der Lymphe (Blut) beitrug. Als Begründung für die Richtigkeit dieser Auffassung ist zunächst die Tatsache hier anzuführen, daß die Leibeshöhlenflüssigkeit eiweißhaltig ist, wie dies schon aus dem bekannten Umstande hervorgeht, daß die Geschlechtsprodukte in vielen Fällen sich frühzeitig von den Keimstätten loslösen und in der Leibeshöhlenflüssigkeit flottierend, die volle Reife erlangen. Die Flüssigkeit hat somit, insofern sie eiweißhaltig ist, nutritive Bedeutung.“

Man kann sich mit allem dem einverstanden erklären, ausgenommen mit der Ansicht, daß die exkretorische Bedeutung des Cöloms die ursprüngliche sei.

Lichtvoller kann man diese Seite der Frage nicht behandeln, als es Ed. Meyer (1901, p. 666) getan hat:

„Die Anwesenheit von freien Zerfallsprodukten im Cölom der Anneliden kann natürlich nicht absolut in Abrede gestellt werden, da in den Geweben und Zellen, welche die Leibeshöhle umgeben oder sich in derselben befinden, sowie auch in den reifenden Geschlechtsprodukten Stoffwechsel jedenfalls stattfindet. Allein eben gerade dazu, um eine Anhäufung von schädlichen Stoffen in der Cölomflüssigkeit zu verhüten, bestehen hier sehr effektive Vorkehrungen: das sind die Segmentalorgane, deren drüsige Kanalwandungen von der Cölomflüssigkeit bespült werden, und die unzählige Menge der amöboiden Phagocyten. Dieselbe Aufgabe haben wahrscheinlich auch einige Peritonealdrüsen, deren Tätigkeit überhaupt eine recht verschiedenartige zu sein scheint, aber lange noch nicht genügend erforscht ist.“

Die Cölomsäcke der Anneliden und die Sackgonaden der niederen, acölomen Metazoen.

Die Gonocöltheorie führt die Cölomsäcke der Anneliden auf die Gonaden der niederen, acölomen Metazoen zurück, die eben deshalb acöl sind, weil ihre Gonaden noch massiv sind

oder doch nur eine geringe Menge angesammelter Follikelflüssigkeit enthalten. Im letzteren Falle kann man immerhin schon von Sackgonaden oder Gonadensäcken sprechen. Es kommen die entsprechenden Organe der Platoden und Nemertinen in Betracht.

Ich habe oben eine Uebersicht über die verschiedenen fixen und freien, d. h. in der Cölomflüssigkeit schwimmenden, Bestandteile der Cölomsäcke und über ihre Rolle gegeben und es ist nun am Platze, uns nach den Komponenten der Sackgonaden zu erkundigen. Wenn man von den akzessorischen Hüllen absieht, die bisweilen vom umgebenden, den Gonaden fremden Gewebe geliefert werden und die sich zu diesen analog verhalten, wie die akzessorischen Eihüllen zu der vom Ei selbst gebildeten Dottermembran, so kann man an den als besondere lokalisierte Organe auftretenden Gonaden der Acölomier folgende Hauptbestandteile unterscheiden: 1) das Keimlager oder Keimepithel, 2) das Nährzellen- oder Dotterzellenlager, 3) das Wand- oder Follikelepithel.

Vergleichen wir diese Bestandteile mit den Komponenten der Wandung der Cölomsäcke, so wird über die Homologie der beiderseitigen Keimlager ein Zweifel nicht möglich sein. Der Hauptunterschied besteht darin, daß bei den Acölomiern das Keimepithel einen sehr großen, bei den Cölomaten einen sehr kleinen Bestandteil der Gonocölwand ausmacht. Auch der Vergleich des sterilen Follikel- oder Wandepithels der Sackgonaden mit dem Endothel der Leibeshöhle bietet keine Schwierigkeiten. Bleiben die Lager von Nähr- und Dotterzellen der Acölomier. Ich erblicke die Homologa dieser Zelllager — schon Cuénot und Meyer haben Andeutungen nach dieser Richtung gemacht — in den Lymphoiddrüsen, den phagocytären Organen und den chloragogenen Organen der Anneliden. Die ursprüngliche Funktion der Nährzellen und der Zellen der Dotterstöcke haben die Zellen der erwähnten Organe der Cölomwand vielfach beibehalten, und ich möchte besonders die Uebereinstimmung zwischen Dotterstock und demjenigen Chloragogengewebe betonen, das als Stapelorgan für Reservenährstoffe dient. Bei anderen Organen der Cölomwand, den Lymphoiddrüsen und den phagocytären Organen, ist die ursprüngliche nutritive Funktion zu Gunsten der neuen exkretorischen in den Hintergrund getreten oder ganz verschwunden. Was die amöboide Beweglichkeit und das phagocytäre Vermögen der betreffenden Zellen des Annelidencöloms, die ich von Dotterzellen ableite, anbetrifft,

so möchte ich mich MEYER anschließen, der an das uralte amöboide Bewegungs- und das phagocytäre Ernährungsvermögen der Eier erinnert, nur mit dem Unterschied, daß ich die phagocytären Cölomzellen von hypothetischen phagocytären Dotterzellen, die formbeständigen Cölomzellen von formbeständigen Dotterzellen ableite. Die Dotterzellen betrachte ich immer noch, wohl mit der Mehrzahl der Forscher, als sterile Eizellen, die die Bedeutung von Nährzellen der befruchtungsfähigen Eier erhalten haben.

Wenn EDUARD MEYER bei dem Vergleich der amöboiden Cölomzellen mit Geschlechtszellen an die amöboide Beweglichkeit der Eier vieler Zoophyten erinnert, so möchte ich speziell noch auf die amöboide Beweglichkeit und das hoch ausgebildete Vermögen der aktiven Wanderung sowohl der männlichen wie der weiblichen Keimzellen der Hydrozoen aufmerksam machen, die ganz an die Verhältnisse der Lymphkörperchen erinnern.

In dem Maße als die Gonaden durch Vergrößerung ihres Lumens und Differenzierung ihrer Wandung die erweiterte Bedeutung von großen somatischen Säcken erhielten, ihre Lumina zu großen Körperhöhlen wurden, erweiterte sich auch die Bedeutung der Nährzellenlager und Dotterstöcke zu der von Körperernährungsorganen und die Bedeutung der von ihnen gelieferten Dotterzellen zu der der ernährenden und dann auch in den Dienst der Exkretion tretenden Cölomkörperchen der Cölomaten.

Man kann bei den Platoden zwei Sorten von dotterbereitenden Organen unterscheiden: erstens solche, die mit den keimbereitenden Organen zu sogenannten Keimdotterstöcken kombiniert sind. Das Keimlager produziert die Oocyten und das benachbarte Lager von ernährenden Dotterzellen, versorgt die Oocyten mit der nötigen Nahrung, wohl meist in flüssiger Form. Einen ähnlichen Keimdotterstock stellt auch die unpaare oder paarige weibliche Gonade der Rotatorien dar, die ich im Einklang mit meiner Ansicht vom neotenischen Charakter dieser Tiere für einen sekundär reduzierten Gonocölsack halte. In den Keimdotterstöcken bleiben die Dotterzellen sessil, ähnlich wie die nutritiven Chloragogen- und andere nutritive Cölothelzellen von Anneliden.

Zweitens kommen bei den Platoden — und das ist der verbreitetste Fall — selbständige, von den keimbereitenden Organen gesonderte Dotterstöcke vor, die sich dann durch besondere Leitungswege, die Dottergänge, mit den Leitungswegen der

Keimdrüsen (den Ovidukten) verbinden. v. GRAFF hat gezeigt, wie durch fortschreitende Sonderung des dotterbereitenden Abschnittes von dem keimzellenbereitenden eines Keimdotterstockes die getrennten Keim- und Dotterstöcke, die wir bei vielen Rhabdocölen und anderen Platoden antreffen, höchst wahrscheinlich entstanden sind. Ich zweifle keinen Augenblick, daß v. GRAFF recht hat, glaube aber immer noch, daß vielleicht bei gewissen Turbellarien, z. B. den Tricladen, die reich verästelten und gelappten Dotterstöcke in einer anderen Weise entstanden sind. Die Polycladen haben bekanntlich weder Dotterstöcke noch Keimdotterstöcke, sondern sehr zahlreiche einfache Ovarien, in welchen sich der Dotter von Anfang an in den Oocyten selbst ablagert, die von den Verästelungen des Gastrocöls aus ernährt werden. Meinen Gedankengang habe ich in meiner vergleichenden Anatomie (1888) folgendermaßen resumiert:

„Bei den Tricladen finden sich in den abgelegten Eicocons neben wenigen Eiern außerordentlich zahlreiche Dotterzellen, die den ersteren bei ihrer Entwickelung zur Nahrung dienen. Auf diese Erscheinung wird Licht geworfen durch Fälle, die sich z. B. bei Polycladen[1]) und Mollusken finden, wo in ein Cocon mehrere Eier abgelegt werden, von denen sich aber meist nicht alle entwickeln, indem die einen früher oder später zerfallen und den anderen als Nahrung dienen. So sind vielleicht auch die Dotterzellen in den Tricladencocons als modifizierte Eizellen zu betrachten, die sich nicht mehr entwickeln, sondern den wenigen sich entwickelnden befruchteten Eiern als Nahrung dienen. Diesem Verhalten entsprechend ist auch zwischen den keimbereitenden Organen, den Ovarien, Arbeitsteilung eingetreten; die einen liefern nach wie vor befruchtungs- und entwickelungsfähige Eier, die anderen modifizierte, den ersteren zur Nahrung dienende, mit Dotter beladene Eizellen, welche nicht mehr befruchtungs-, nicht mehr entwickelungsfähig sind: eben die Dotterzellen. Die ersteren sind die Keimstöcke, die letzteren die Dotterstöcke. Beide sind homologe Gebilde“ [2]).

Bei dieser Gelegenheit möchte ich daran erinnern, daß bei gewissen Nemertinen (z. B. Geonemertes australiensis und Stichostemma eilhardi [MONTGOMERY, 1894]) von

---

1) Bei Cryptocelis alba fand ich häufig 2 Eier in einer Eikapsel, bei Stylochus neapolitanus 3 oder 4 und bei Prosthiostomum siphunculus beinahe stets 12.

2) Bei einer erneuten Untersuchung der Polycladen wäre darauf zu achten, ob nicht vielleicht die sog. akzessorischen Eileiterdrüsen zu dotterstockähnlichen Gebilden umgewandelte Ovarien sind.

mehreren Eikeimen in einer Gonade nur je einer zur vollen Entwickelung gelangt. Ein Gleiches ist nach BÜRGER (1895) bei Prosorhochmus der Fall, wo von mehreren sehr stattlichen Eikeimen nur einer zum fertigen Ei wird. Die übrigen werden zum Teil von diesem, zum Teil vom Embryo, aufgezehrt. Nach der Schilderung von BÖHMIG (1898) sind die Gonaden von Stichostemma graecense wahre Keimdotterstöcke. Die Oogonien sind völlig in Dotterzellen eingebettet, und letztere gehen schließlich vollständig in die ersteren auf. Außerdem hat BÖHMIG aber konstatiert, daß in einem Ovar mehrere Oogonien gebildet werden, von denen aber nur eines, in seltenen Fällen zwei, zur vollständigen Entwickelung gelangen. Die übrigen gehen als Abortiveier zu Grunde, zerfallen und werden von den übrig bleibenden aufgenommen. Es geschieht also hier schon in der Gonade und an den Oocyten etwas Aehnliches wie das, was sich bei den erwähnten Polycladen und Mollusken erst viel später, an schon abgelegten und eine Strecke weit entwickelten, zu mehreren in eine Eihülle eingeschlossenen Eiern beobachten läßt.

Die Ansicht, daß die Dotterzellen abortive Eier sind, ist wiederholt ausgesprochen worden und auch KORSCHELT und HEIDER, die sonst in der Auffassung von Nährzellen als Abortiveier sehr zurückhaltend sind, halten sie für außerordentlich naheliegend (1902).

Mag dem sein, wie ihm wolle, jedenfalls sind die gesonderten Dotterstöcke cytogene Organe, von denen sich Dotterzellen loslösen, die früher oder später, gewöhnlich in einem als Ootyp bezeichneten Abschnitt des zum Uterus differenzierten Geschlechtsleiters, mit den Eiern zusammentreffen und, mit diesen in eine gemeinsame Eihülle eingepackt, ihnen zur Nahrung dienen. In ähnlicher Weise lösen sich von cytogenen Zellenlagern der Cölomsäcke ernährende und vergängliche Cölomocyten los, die, in das Gonocöl fallend, in exquisiter Weise auch zur Ernährung der Geschlechtszellen dienen.

Bei der Ableitung der Cölomsäcke von den Sackgonaden der Acölomier hat man sich vorzustellen, daß die letzteren bei ihrer zunehmenden Erweiterung zu der Rolle der keimzellen- und nährzellenbereitenden Organe auch noch die der Uteri und Vesiculae seminales übernahmen, so daß sie zunächst gewissermaßen Keimdotterstöcke und Geschlechtszellenbehälter zugleich wurden. Ihre Wand bestand dann also aus dem Keimlager, von dem sich die Geschlechtszellen loslösten, aus dem Dotterzellenlager, aus dem

sich Dotterzellen loslösten, vielleicht noch aus sedentären und amöboiden Nährzellen und dem indifferenten Gonadenepithel. Während der Reifung der Geschlechtsprodukte fanden sich alle diese Elemente vereinigt, wie jetzt vorübergehend im Ootyp, in den sich erweiternden Gonadensäcken, und zur Zeit der Reife waren diese letzteren mit zur Entleerung bereit stehenden Geschlechtsprodukten dicht erfüllt.

Ich mache hier nebenbei darauf aufmerksam, daß bei manchen Nemertinen die Gonadensäcke beim geschlechtsreifen Tiere auch die Rolle von Eibehältern spielen.

Das Gonocöl und die Gonodukte.

Die Geschlechtsprodukte werden bei den Platoden und Nemertinen durch besondere Kanäle nach außen geleitet, die von dem Nephridialsystem völlig unabhängig sind. Ich habe bei Polycladen nachgewiesen, daß die Geschlechtsleiter durch Knospung oder Wucherung des Follikelzellenüberzuges der Gonaden entstehen. Sie bilden anfänglich solide Stränge, die erst später hohl werden. Schließlich erreichen sie die Gegend des Kopulationsapparates, dessen Epithel durch Einstülpung des Ektoderms entsteht. Beide Apparate setzen sich sekundär in Verbindung. Auch für die Tricladen habe ich eine ähnliche getrennte Entstehung der Kopulationsorgane, deren Anlage hier nach Ijima mitten im Mesoderm als eine kleine Höhle auftritt, und der Gonodukte, die von den Gonaden aus gebildet werden, angegeben. Diese Entstehungsweise der Gonodukte ist von Ijima für die Eileiter bestätigt worden, für die Samenleiter aber gibt er eine etwas abweichende Bildungsweise an, indem nach ihm die männlichen Geschlechtsorgane (abgesehen vom Kopulationsapparat) auf sehr frühen Stadien ein System verästelter Stränge darstellen, aus denen sich durch Bildung von knollenförmigen Anschwellungen die Hoden differenzieren, während, wenn ich Ijima recht verstehe, die Samenleiter wohl aus dem nicht verdickten Rest der Stränge hervorgehen.

Auch bei den Nemertinen werden nach den übereinstimmenden Angaben der Forscher die hier ganz kurzen und bei dem Mangel von Kopulationsapparaten sehr einfachen Gonodukte zentrifugal durch Auswachsen des Epithels der Gonadensäcke ausgebildet. Nach einigen Beobachtungen kommt ihnen eine unbedeutende Einstülpung des Körperepithels entgegen.

Ueber die Art der Ausleitung der Geschlechtsprodukte bei den Anneliden läßt sich folgendes sagen:

Für die Polychäten ist der gegenwärtige Stand der Frage nach den früher schon besprochenen neuen und wichtigen Untersuchungen von Goodrich folgender. Es existieren wahrscheinlich drei Sorten von Leitungswegen. Die erste und ursprünglichste ist die von besonderen Cölomodukten, die, wie bei den Platoden und Nemertinen, vom Nephridialsystem ganz gesondert sind. Diese Cölomodukte entsprechen in der Tat den Gonodukten der Nemertinen und Platoden. Sie werden durch zentrifugale Ausstülpungen der Gonocölwand gebildet. Auch kommt ihnen eine Einstülpung von außen entgegen.

Die zweite Form der Geschlechtsleiter wird gebildet durch die Nephromixien. Diese kommen dadurch zu stande, daß die Cölomodukte (Gonodukte), anstatt nach außen, sich in den Hauptkanal der segmentalen Nephridien öffnen.

Die dritte Form wird durch die segmentalen Nephridialkanäle selbst gebildet, indem sich diese durch eine neue Oeffnung, das Nephrostoma, sekundär mit dem Gonocöl in Verbindung setzen.

In allen drei Fällen sind die Leitungswege Urogenitalkanäle, sie dienen denselben zwei Hauptfunktionen, wie die zu großen Körperhöhlen angeschwollenen Gonocölsäcke, die sie in metamerer Anordnung mit der Außenwelt in Verbindung setzen.

Was die Oligochäten anbetrifft, so läßt sich jetzt mit einiger Wahrscheinlichkeit vermuten, daß ihre Ei- und Samenleiter Gonodukte und nicht Nephridien sind.

Dieser Nachweis ist für die Geschlechtsleiter der Hirudineen besonders durch die ontogenetischen Untersuchungen von Bürger erbracht. Wie bei den Oligochäten, einzelnen Polychäten, den Platoden und Nemertinen existieren die Ei- und Samenleiter neben den Nephridien und stehen, auffallend ähnlich wie bei gewissen Platoden (Tricladen), mit Kopulationsapparaten in Verbindung. Bei Nephelis bilden sich die weiblichen Leitungswege nach Bürger (1891) folgendermaßen: Die beiden Ovarialhöhlen wachsen unter dem Bauchmark gegen die ventrale Mittellinie in Zipfel aus, denen eine Einstülpung von außen entgegenkommt, welche die Geschlechtsöffnung und die Eileiter des Ovarienpaares bilden soll. Was die letztere Angabe betrifft, so hat mich die Abbildung (Fig. 48) keineswegs von ihrer Richtigkeit überzeugt. Sie läßt es höchstens als mög-

lich erscheinen, daß die distalen Abschnitte der Eileiter aus der Ektodermeinstülpung hervorgehen.

Die ontogenetischen Beziehungen zwischen männlichen Gonaden und Leitungswegen bei Nephelis faßt BÜRGER folgendermaßen zusammen:

„Die Anlage der Hoden läßt sich auf eine Zellenleiste zurückführen, die aus der Verschmelzung von Anlagen, die in jedem Segment ihren Ursprung im Cölom am Peritoneum als geringfügige Zellenwucherungen genommen haben, hervorgegangen sein muß. Die Leiste schnürt sich in ihrer ganzen Länge vom Cölom ab, höhlt sich aus und formt sich so in einen Schlauch, den nämlichen [1]) Geschlechtsschlauch um. Dieser bringt die Hodensäcke hervor, indem er zahlreiche Ausstülpungen entwickelt, die sich mehr und mehr ausweiten, aber für immer mit dem Geschlechtsschlauch in offener Verbindung verbleiben. Das Epithel der Hodensäcke, das von dem des Geschlechtsschlauches herstammt und in letzter Instanz vom Peritoneum, entwickelt das Keimlager der männlichen Geschlechtszellen. Der Geschlechtsschlauch bleibt bestehen und übernimmt die Funktion eines Vas deferens."

Nach dieser Darstellung hat die Sonderung von Hoden und Samenleitern bei Nephelis eine gewisse, allerdings nur oberflächliche Aehnlichkeit mit dem entsprechenden Prozeß bei den Süßwassertricladen nach IJIMA.

Ganz wie bei Nephelis verläuft die Entwickelung der Ovarien, der Eileiter und ihrer Mündung nach BÜRGER (1894) bei Hirudo und Aulastoma. Dagegen zeigen sich in der Art der Bildung der Hoden und ihrer Leitungswege nicht unerhebliche Differenzen. Die Hoden treten als Verdickungen der Seitenhöhlen des Cöloms dort auf, wo letztere in den Kanal, der sie mit der Bauchhöhle verbindet, übergehen. Während nun „die männliche Geschlechtsöffnung, der Begattungsapparat und die vorderen (distalen) Abschnitte der Vasa deferentia zusammen aus einer unpaaren Einstülpung des Körperepithels, die an dem Orte der männlichen Geschlechtsöffnung auftritt, entstehen", wird der mit Bezug auf die Hoden proximale „hintere, die Hodenbläschen miteinander verbindende Abschnitt der Vasa deferentia von den jungen Hoden selbst gebildet". Zuerst bildet sich von jedem Hoden aus seitwärts gerichtet das Vas efferens testis, dann biegt dasselbe nach hinten um und wächst nach hinten, bis es die Umbiegungsstelle des nächst hinteren Vas efferens trifft und mit ihr verschmilzt. Diese Art der Bildung der Vasa efferentia und ihrer

1) „nämlich" ist gewiß ein Druckfehler für „männlich".

beiden Sammelgänge hat eine sehr große Aehnlichkeit mit der von mir beschriebenen Entstehung der Samenleiter von den Hoden der Polycladen aus.

Ueber die Differenz gegenüber Nephelis äußert sich BÜRGER so, daß doch in sofern eine wichtige Uebereinstimmung herrsche, als die Hodenbläschen und die die Hodenbläschen verbindenden Abschnitte der Vasa deferentia (die beiden Sammelgänge) vom somatischen Blatte des Peritonealepithels abstammen, im Gegensatz zu den vorderen, distalen Abschnitten der Vasa deferentia, dem Begattungsapparat und der Geschlechtsöffnung, welche als Einstülpungen des Körperepithels sich anlegen. Den folgenden Satz BÜRGER's zitiere ich mit Absicht: „Es teilen also die untersuchten Hirudineen die peritoneale Entstehung ihrer, die Geschlechtsprodukte erzeugenden Drüsen mit den Anneliden überhaupt und schließen sich nach der Anlage der Ausführungsgänge, die eine selbständige ist, und nichts mit den Nephridien zu tun hat, den Oligochäten an." Ich brauche zu diesem Satze nur hinzuzufügen, daß sich den Hirudineen und Oligochäten, was die Anlage der Gonodukte anbetrifft, auch die Polychäten (mit ihren Cölomodukten) und die Platoden und Nemertinen (mit ihren Samen- und Eileitern) anschließen.

Das Auftreten eines Kopulationsapparates und seine Rückwirkung auf das System der Gonodukte.

Es ist auffällig, daß die in der Ueberschrift angedeutete Beziehung bisher, soviel ich weiß, von keiner Seite besonders hervorgehoben worden ist. Und doch ist sie keineswegs untergeordneter Natur. Unter den niederen, acölomatischen Bilaterien auf der einen Seite die Platoden mit ihrem Kopulationsapparat, auf der anderen die Nemertinen ohne einen solchen. Bei den (cölomatischen) Anneliden hingegen auf der einen Seite die Hirudineen und Oligochäten mit Kopulationsapparat und auf der anderen die Polychäten im allgemeinen ohne einen solchen!

Auf der einen Seite, bei den Formen ohne Kopulationsapparat (Nemertinen und Polychäten) die Tendenz der Gonodukte, die Geschlechtsprodukte möglichst direkt und ohne Umwege nach außen zu leiten. Von den zahlreichen streng oder weniger

streng metamer angeordneten Gonocölsäcken oder Gonadensäcken bildet jeder seinen eigenen Gonodukt, der auf dem kürzesten Wege zur Haut geht, um sich durch eine eigene Mündung nach außen zu öffnen.

Auf der anderen Seite, bei den Formen mit Kopulationsapparat (Platoden, Hirudineen und Oligochäten) die Tendenz der Gonodukte der einzelnen Gonaden, sich miteinander zu vereinigen, Sammelkanäle, Längskanäle zu bilden, die schließlich in den Kopulationsapparat ausmünden. Diese Erscheinung hängt natürlich damit zusammen, daß die Ausbildung zahlreicher Kopulationsapparate, sowohl unpraktisch wie im höchsten Grade unökonomisch ist. Zwei bis mehrere männliche Kopulationsapparate finden sich bekanntlich nur bei gewissen Polycladen, die ich für die ursprünglichsten der lebenden Bilaterien halte. Bei Zoophyten kommen Begattungsapparate überhaupt noch nicht vor.

Da schon bei den niederen Bilaterien, von denen wir die Anneliden ableiten, beide Systeme vorkommen, bei fehlendem Kopulationsapparat direkte und gesonderte Ausleitung der Geschlechtsprodukte durch kurze selbständige Gonodukte, bei vorhandenem Kopulationsapparat Vereinigung der Gonodukte, Bildung von Sammelgängen, so darf man den Gedanken nicht schlechthin von der Hand weisen, daß die Wiederkehr der beiden Systeme bei den Anneliden auf einer parallelen phylogenetischen Entwickelung ihrer Hauptgruppen aus Vorfahren beruht, bei denen eben auch schon beide Systeme vorkamen. In diesem Sinne wäre die oft und besonders von mir betonte Uebereinstimmung des Geschlechtsapparates der Platoden (speziell Tricladen) und Hirudineen vielleicht doch mehr als eine bloße Analogie. Wenn sich auch ein Abschnitt der Sackgonaden zum Sinussystem der Leibeshöhle entwickelte, so konnten die Gonodukte eben mit den Gonadenkammern des Gonocöls in Verbindung bleiben.

Schließlich noch folgende kurze Bemerkung. Sollte es ganz zufällig sein, daß die Form der Kopulation, die in der gewaltsamen Einführung von Sperma durch die Haut in das Innere des Körpers besteht („hypodermic impregnation“), die ich zuerst bei Polycladen entdeckte, außer bei Platoden nur noch bei Hirudineen und Rotatorien vorkommt?

Die Gonocöltheorie und die Keimblättertheorie.

In fast vollständig übereinstimmender Weise äußern E. MEYER (1890, 1901) und EISIG (1898) die Ansicht, daß es vom Standpunkte der Gonocöltheorie aus eine Frage nach dem Ursprung des Mesoderms oder eines großen Teiles desselben aus dem äußeren oder inneren Keimblatt überhaupt gar nicht gebe. E. MEYER kommt zu dem Schlusse, daß „die Teloblasten der Mesodermstreifen, also des sekundären Mesoderms oder Cölothels der Anneliden, ihren Ursprung nicht von den Keimblättern, sondern unmittelbar von den Blastomeren nehmen". Immerhin zeigen sie nach MEYER bei diesen Tieren „eine deutlich ausgesprochene Neigung, sich den Derivaten des Ektoderms möglichst eng anzuschließen". EISIG sagt, „daß mit der Ableitung der Polzellen von Geschlechtszellen ein weiteres Streiten darüber, ob der Mesoblast (wenigstens der Cölomesoblast nach MEYER) vom Ekto- oder Entoderm abstamme, vollkommen überflüssig ist." Zu dieser Auffassung gelangte ED. MEYER und nach ihm EISIG in Anlehnung an die von KLEINENBERG ausgesprochene Idee, „daß die Geschlehtszellen nicht von den Keimblättern herrühren, daß sie nämlich schon gesondert existierten in den locker gefügten und von gleichartigen Zellen zusammengesetzten Vorfahren der Cölenteraten, bevor die Anordnung der Zellen in Ektoderm und Entoderm vollzogen war".

Auch ich schließe mich vollständig dieser Ansicht an. Wenn man die Gonocöltheorie konsequent verfolgt, so ist die Annahme unvermeidlich, daß die Gonaden der niederen Metazoen, von denen die Gonocölsäcke der Cölomaten abstammen, bei den Stammformen der niedersten Metazoen selbst wieder durch die Geschlechtszellen repräsentiert waren. Diese Stammformen, bei denen der Körper noch nicht in ein äußeres, ektodermales Körperepithel und ein inneres, entodermales Darmepithel differenziert war, haben wir uns als Protozoenkolonien vorzustellen, in welchen schon eine Sonderung der die Kolonie zusammensetzenden Zellindividuen in somatische Zellen und Fortpflanzungszellen eingetreten war. Die Paradigmata dafür liefern uns unter den Protophyten die Volvociden.

Allein, wenn auch die Frage hinfällig wird: aus welchem Keimblatt stammen die Gonaden, resp. die Gonocölsäcke

mit ihren Derivaten?, so bleibt doch gewiß noch eine andere Frage von nicht nebensächlicher Bedeutung übrig. Diese Frage lautet phylogenetisch so: welche Gewebsschicht ist das ursprüngliche Domizil der Geschlechtszellen und der sich aus ihnen entwickelnden Gonaden bei den Metazoen? Die Frage lautet ontogenetisch: „in welchem Keimblatte liegen die Anlagen der Gonaden oder der Gonocölsäcke?“ Wir wissen, daß bei den Zoophyten die Anlagen der Gonaden, die Urgeschlechtszellen, bald im Ektoderm, bald im Entoderm ihren Wohnsitz nehmen, ja daß sie in der Jugend von der einen zur anderen Stätte, von ihrer Bildungsstätte zu einer Reifungsstätte wandern können. Es wäre auch denkbar, daß die Geschlechtszellen bei der Differenzierung der Protozoenkolonie in einem zweiblättrigen Metazoenorganismus überhaupt weder dem einen, noch dem anderen somatischen Keimblatte zugeteilt wurden, sondern von Anfang an eine verborgene, zurückgezogene, mesodermale Lage einnahmen, was mit den Gepflogenheiten solcher Bildungsherde trefflich stimmen würde.

Auf jeden Fall aber muß doch zugegeben werden, daß die Bildungsherde der Geschlechtsprodukte schon bei den Cölenteraten einen bestimmten, erblichen Wohnort wählen, und wenn wir die Annahme machen wollten, daß die Bilaterien, oder sagen wir vorsichtiger die Platoden, die Vorfahren der Anneliden und die Vorfahren der Mollusken monophyletisch aus einer Cölenteratengruppe ihren Ursprung genommen haben, so bleibt doch die Frage bestehen: welches war bei dieser Stammform die Lage der Bildungsstätten der Geschlechtsprodukte? Waren sie dem Ektoderm oder dem Entoderm zugeteilt oder bildeten sie selbständige Zellkomplexe zwischen den beiden Keimblättern, oder waren sie gar in bestimmter Anordnung in beiden Keimblättern und zwischen ihnen verteilt?

Diese Frage wiederholt sich in der Ontogenie. Welchem Keimblatte wird das Anlagenmaterial, das später die Gonaden, speziell die Geschlechtszellen liefert, bei der Gastrulation zugeteilt? Ich möchte gegenwärtig nicht auf den Versuch der Beantwortung aller dieser Fragen eintreten, dazu bietet sich vielleicht bald eine andere Gelegenheit, allein ich kann die Bemerkung nicht unterdrücken, daß es sich der Mühe lohnen dürfte, die Annahme zu prüfen, daß bei den niedersten Stammformen der oben genannten Bilaterien das Bildungsmaterial der Geschlechtsprodukte von Anfang an eine mesodermale Lage ein-

nahm und daß die aus ihm später hervorgehenden Gonaden bei der zunehmenden Komplikation der Organisation und der Ausbildung von ernährenden Kanälen des primitiven Trophocöls (des Gastrocöls) mit diesen in unmittelbarem Kontakt blieben.

Die Nephrocöltheorie.

Sowohl der Gonocöltheorie, als den verschiedenen Formen der Enterocöltheorie, ist die Nephrocöltheorie entgegengestellt worden. Sie ist hauptsächlich von ZIEGLER und FAUSSEK begründet worden, deren Ansichten immerhin in einigen Punkten abweichen. Ich beschränke mich darauf, die kurze Darstellung der Grundgedanken der Nephrocöltheorie zu reproduzieren, die ZIEGLER 1898 in seiner sehr klaren und lesenswerten Uebersicht „über den derzeitigen Stand der Cölomfrage" gegeben hat.

„Die dritte Möglichkeit (neben der Enterocöl- und Gonocöltheorie) ist die, daß die sekundäre Leibeshöhle ursprünglich ein Exkretionsorgan war, bestehend aus einem Bläschen (Nephrocöl) und einem Ausführungsgang (Nephridium). Das Organ war folglich ähnlich den Perikardialbläschen des Molluskenembryos, der Antennen- und Schalendrüse der Crustaceen, den Segmentalorganen des Peripatus und den segmentalen Exkretionsorganen des Dinophilus vom Weißen Meere. Dieses Exkretionsorgan stammte nicht von einem Urdarmepithel ab, sondern war auf irgend eine andere Art entstanden, vielleicht aus einem Protonephridium. Der exkretorischen Funktion wegen gewann das Bläschen enge Beziehungen zu den Muskeln und zu den Genitalorganen. Daher dehnte sich das Bläschen beträchtlich aus, berührte die Gonade und bildete eine Kommunikation mit ihr, worauf die Ausfuhr der Genitalzellen durch das Nephridium der sekundären Leibeshöhle erfolgen konnte. Bei der großen Ausdehnung der Blase kamen Organe in ihre Wand zu liegen, die ursprünglich nur benachbart lagen, so Teile der Körpermuskulatur oder die Gonade selbst."

Die Entscheidung zwischen den drei Theorien erwartet ZIEGLER von der vergleichenden Anatomie eher als von der Ontogenie.

Ich kann mir eine ausführliche Widerlegung der Nephrocöltheorie ersparen, da ich nur das wiederholen müßte, was ED. MEYER in seinen neuen „Studien über den Körperbau der Anneliden" gegen sie ins Feld geführt hat. Ich beschränke mich auf einige Punkte.

Soviel ich weiß, rechtfertigt keine einzige bekannte Tatsache

der Anneliden-Anatomie oder -Ontogenie die Annahme, daß die Geschlechtsdrüsen sich sekundär erst mit der Cölomwand verbunden, sich in dieselbe eingenistet haben. Diese Annahme ist ebensowenig begründet, wie die wäre, daß das Keimlager und das sterile Wandepithel der Gonadensäcke der Platoden sekundär zusammengetretene Bildungen seien.

Keine einzige Tatsache ist mir bekannt, welche die weitere Annahme rechtfertigen könnte, daß die Cölomblasen sich erst sekundär, indem sie aus Nephridienbläschen durch Ausdehnung entstanden, an die longitudinale Körpermuskulatur anlegten. Im Gegenteil: Cölothel, Körpermuskulatur und Geschlechtsdrüsen gehen immer aus einer einheitlichen Anlage, die sich sekundär in jene Teile sondert, hervor. Nach der Nephrocöltheorie müßte gerade das Umgekehrte der Fall sein.

Bei den Anneliden läßt sich weder mit der Enterocöltheorie noch mit der Nephrocöltheorie zur Zeit irgend etwas anfangen.

Die Verfechter der Nephrocöltheorie haben denn auch ihre Waffen vorwiegend aus anderen Rüstkammern geholt. Faussek argumentiert hauptsächlich mit wirklichen oder vermeintlichen Tatsachen aus der Ontogenie der Arthropoden und gewisser Mollusken, speziell der Cephalopoden, ferner der Wirbeltiere. Es handelt sich vorwiegend um den Nachweis der frühzeitigen, selbständigen und von der der übrigen Komponenten des Mesoderms gesonderten Entstehung der Anlagen der Keimdrüsen. Ich will mich nicht dabei aufhalten, darauf hinzuweisen, daß alle diese Gruppen hochentwickelte und spezialisierte und nicht als solche zu betrachten sind, bei denen man von vornherein den ursprünglichsten Bildungsmodus erwarten dürfte und daran zu erinnern, daß speziell gegenüber den Mesodermverhältnissen der Arthropoden und Vertebraten diejenigen der Anneliden fast von allen Seiten und in allen Tonarten als die ursprünglichen und für die gegliederten Cölomaten typischen dargestellt werden, sondern ich anerkenne ohne weiteres die hohe morphologische Bedeutung des von Faussek herbeigeholten ontogenetischen Rüstzeuges. Aber ich will im nächsten Abschnitt auf einem Streifzug den Versuch machen, dem Gegner diese Waffen zu entwinden, um sie in den Dienst unserer eigenen Sache zu stellen.

Ein Rüstzeug aber möchte ich überhaupt als in dem vorliegenden Streit, wenigstens zur gegenwärtigen Zeit, unbrauchbar eliminieren. Es handelt sich um die erste Anlage der Geschlechts-

drüsen bei Loligo nach FAUSSEK. FAUSSEK vermutet, daß eine gewisse Gruppe großer heller Zellen im Mesoderm, zwischen den beiden Kiemenanlagen 1) aus dem Blastoderm, d. h. im vorliegenden Falle aus dem Ektoderm stamme, 2) daß diese Gruppe von Zellen die Genitalanlage darstelle und 3) daß diese Anlage sich erst sekundär mit dem Cölom (Perikard) verbinde. Ich habe mir demgegenüber ungefähr dieselben Einwände notiert, die ED. MEYER vorgebracht hat und die sich bei einem genauen Studium der FAUSSEKschen Arbeit von selbst ergeben: erstens: die Abstammung der erwähnten Zellgruppe vom Blastoderm ist eine bloße, durch keine Beobachtung belegte Vermutung; zweitens: FAUSSEK hat die Entwickelung dieser Zellgruppe zur Genitalanlage nicht lückenlos verfolgt, sondern er hat sich darüber nur eine „gewisse Ueberzeugung" gebildet; drittens: es ist nach den zur Zeit vorliegenden Abbildungen der Embryonalanlagen der verschiedenen mesodermalen Organe der Cephalopoden, die von FAUSSEK publizierten Figuren inbegriffen, schlechterdings noch nicht möglich, das Zellenmaterial der verschiedenen Anlagen irgendwie scharf abzugrenzen. Wo aber auf den Abbildungen die als Perikard- und als Genitalanlage aufgefaßten Bildungen deutlich zu unterscheiden sind, stehen beide miteinander im direktesten Zusammenhang.

In einer ganz kürzlich veröffentlichten, vorläufigen Mitteilung kündigt THIELE (1902), der früher zu den Anhängern der Gonocöltheorie gehörte, eine neue Auffassung über die Leibeshöhle der Anneliden (und Mollusken) an. Von der Auffassung der Leibeshöhle der Anneliden sagt er, daß sie „vielleicht manchem zunächst etwas eigentümlich erscheinen möge". Er hält nämlich die Leibeshöhle der Anneliden, wie diejenige der Nematoden und Gordiiden für einen durch Resorption des Parenchyms entstandenen Hohlraum, ähnlich dem Hämocöl, mit dem der Geschlechtsapparat sekundär in Beziehung getreten sei. Es erscheint mir nicht angebracht, diese gänzlich abweichende Ansicht zu diskutieren, bevor ihre ausführliche Begründung erschienen ist.

Die Gonocöltheorie und die frühzeitige Sonderung der Keimzellen.

Stetig mehren sich die Beobachtungen, nach welchen sich die Geschlechtszellen ontogenetisch sehr frühzeitig, sogar vor der Bildung der beiden primären Keimblätter, von dem übrigen soma-

tischen Zellenmaterial sondern. KORSCHELT und HEIDER haben in der eben erschienenen ersten Lieferung zum allgemeinen Teil ihres Lehrbuches der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Tiere das bezügliche Tatsachenmaterial in vortrefflicher Weise zusammengestellt, so daß ich dieser Aufgabe entbunden bin. Die genannten Verfasser haben auch nicht versäumt, das Material kritisch zu beleuchten und theoretisch zu verwerten. Es geht aus ihrer Stellungnahme hervor, daß sie die frühe Sonderung der Keimzellen für mit der Gonocöltheorie unvereinbar halten, wenn sie auch diese Theorie nicht ausdrücklich erwähnen. Gleich einleitend findet sich bei ihnen folgende charakteristische Fragestellung: „Bei Besprechung der Eibildung trat uns verschiedentlich die Frage entgegen, ob die Keimzellen an den Stellen, wo man sie im Körper auftreten sieht, durch Umwandlung der betreffenden somatischen Zellen entstehen, oder ob sie von vornherein unabhängig von diesen sind und sogar in einem strengen Gegensatz zu ihnen stehen." Wenn das letztere richtig ist, so müßte man annehmen, daß die Keimzellen in denjenigen Fällen, in welchen sie aus somatischen Zellen, z. B. dem Endothel der Leibeshöhle hervorzugehen scheinen, „nur sekundär mit den betreffenden Zellschichten in Verbindung getreten sind, ohne durch ihr morphologisches Verhalten von den sie umgebenden Zellen wesentlich unterschieden zu sein".

Auf die Gonocöltheorie bezogen, ist also der Standpunkt von KORSCHELT und HEIDER ein ganz ähnlicher wie der von FAUSSEK und wie der eventuelle von ZIEGLER. In der Tat können die Cölomsäcke nicht als ursprüngliche Gonaden betrachtet werden, wenn das somatische Zellenmaterial derselben das primäre ist, zu dem das Keimzellenmaterial erst sekundär von außen hinzukam. Schon SCHIMKEWITSCH (1896) und nach ihm ED. MEYER (1901) haben diese Einsprache gewürdigt und sie durch Argumente zu entkräftigen gesucht, über deren Natur folgender Passus aus MEYERS Abhandlung genügende Auskunft erteilt.

„Von allen diesen Beispielen (gemeint sind die Beispiele frühzeitiger Sonderung der Keimzellen) verdienen die Arthropoden jedenfalls am meisten Beachtung. Tatsächlich bildet sich bei verschiedenen Vertretern aus dieser Gruppe die Gonadenanlage bereits sehr früh aus dem Blastoderm und somit unabhängig nicht nur vom Mesoderm, sondern auch von den Keimblättern überhaupt. Allein auf diese Erwiderung brauche ich nicht einmal selbst zu antworten,

da die angeführte Tatsache schon durch SCHIMKEWITSCH (1896) ihre richtige Beleuchtung erfahren hat. Die betreffenden Facta aus der Entwickelung der Copepoden zusammenstellend, wies er in durchaus überzeugender Weise den allmählichen Uebergang von der Bildung der Urkeimzellen und des Mesoderms aus gemeinsamer Anlage, sogar aus ein und derselben Zelle, zur selbständigen Entstehung der ersteren nach und zog daraus den folgenden, vollkommen richtigen Schluß: »Jedenfalls kann die Entwickelungsweise der Genitalzellen, welche wir bei den Copepoda parasitica beobachten, nicht für die primäre gehalten werden: sie stellt eine vollkommen ähnliche teloblastische Modifikation einer anderen Entwickelungsweise vor, wie die Entwickelung des Entoderms bei Notophorus oder des Mesoderms bei den freilebenden Copepoden«."

Ich bin mit SCHIMKEWITSCH und E. MEYER damit einverstanden, daß es sich bei der frühzeitigen Sonderung der Keimzellen um eine teloblastische Erscheinung handelt, aber ich finde, die Verhältnisse sind dadurch noch nicht genügend beleuchtet. Um meinen eigenen Standpunkt klarzustellen, muß ich auf die Fragestellung von KORSCHELT und HEIDER zurückkommen und sofort sagen, daß, wenn wir von der Entstehung der Geschlechtszellen irgendwie im Körper, z. B. aus dem Endothel der Leibeshöhle, sprechen, die Sache durchaus nicht so aufgefaßt werden darf, daß die Keimzellen „durch Umwandlung der betreffenden somatischen Zellen entstehen". Andererseits glaube ich auch nicht, daß die Keimzellen phylogenetisch in einem strengen Gegensatz zu den somatischen Zellen stehen. Somatische Zellen und Fortpflanzungszellen sind vielmehr Verwandte, aber Verwandte in allen möglichen Graden der Verwandtschaft, und dabei wahren sich immer und immer wieder die Keimzellen alle Rechte und Privilegien der Erstgeburt. Ihre phylogenetische und ontogenetische Ahnenreihe ist die Stammlinie, die Hauptlinie, die rote Linie, die sich aus dem Verzweigungssystem des phylogenetischen und ontogenetischen Stammbaumes abhebt.

Die Verwandtschaft besteht in erster Linie aus den nächsten Verwandten, den nachgeborenen Geschwistern. Solche sind, verglichen mit den Keimzellen, die Abortiveier, z. B. die jeder Oocyte beigesellte Nährzelle von Ophryotrocha u. s. w. Es wäre zu untersuchen, ob, wenn der Erstgeborene frühzeitig stirbt ohne Hinterlassung von Nachkommenschaft, nicht eines seiner jüngeren Geschwister in seine Rechte und Privilegien eintreten kann. Dann kommen in der Reihe der Verwandten die Geschwisterkinder. Dürfen wir vielleicht die Dotterzellen der Pla-

toden als solche Verwandte der Keimzellen betrachten? Dann kommen die entfernteren Vettern und Basen, die Nährzellen, Wandzellen, Follikelzellen u. s. w. Die große somatische Hauptmasse des Volkes aber ist mit dem Adelsgeschlecht der Keimzellen nur so entfernt verwandt, daß man in der Geschichte weit, weit zurückgehen muß, um den gemeinsamen Stammvater zu finden, dessen Erstgeborener der spezielle Ahnherr der Keimzellen-Dynastie, die nachgeborenen aber die Urheber der somatischen Plebs wurden.

Diese Betrachtungen reihen sich in den Rahmen der Galton-Weismannschen Anschauungen ein, nach denen das Heer der somatischen Zellen nur eine temporäre, schützende und verproviantierende Eskorte ist, welche die Keimzellen eine Strecke weit begleitet, um nachher zurückzubleiben und durch eine andere ersetzt zu werden.

Die Komplikation der Organisation, ihre Anpassung an die verschiedenen Existenzbedingungen, die höchste Leistungsfähigkeit des Soma nach den verschiedensten Richtungen hin, sie sind unter dem Gesichtswinkel der verbesserten und den Umständen angepaßten Organisation, Verwaltung, Leitung, Verproviantierung etc. der Keimzelleneskorte zu betrachten. Alles dreht sich um die Sorge für die Nachkommenschaft.

Die frühzeitige Sonderung der Keimzellen in der individuellen Entwickelungsgeschichte hätte also einen großen historischen Hintergrund. Die Sonderung von Soma und Keimzellen vollzog sich ja schon vor der Erreichung der Metazoenstufe, und eine weitere Sonderung des vom Soma getrennten Keimzellenmaterials in eine Generation von somatischen Zellen, ein neuer Zuwachs zu dem schon gebildeten Soma vollzog sich schon auf der niedersten Metazoenstufe, indem es zur Ausbildung von Abortiveiern, Nährzellen, Wandzellen etc. kam. Also nicht die Keimzellen gehen aus dem Soma hervor, sondern umgekehrt, immer neue Bestandteile des Soma gingen phylogenetisch und gehen auch noch ontogenetisch aus dem Keimzellenmaterial hervor.

Dazu, daß jedenfalls die Sonderung des Keimzellenmaterials von dem somatischen phylogenetisch sehr frühzeitig begann und sich stetig fortsetzte und sich auch heute noch fortsetzt, und dementsprechend auch ontogenetisch sehr früh einsetzt, kommt unstreitig noch das teloblastische Moment hinzu, das tief im Wesen, in der Ausnahmestellung und den speziellen Aufgaben des Keimzellenmateriales begründet liegt. Es ist für die zukünftigen Lei-

stungen der Keimzellen, die ja erst in Aktion treten, wenn der Körper reif ist, d. h. wenn die Eskorte vollzählig vorhanden, vollständig organisiert und mobilisiert ist, von der größten Bedeutung, wenn sie fern vom aufreibenden Getriebe der sich entwickelnden und teilweise schon arbeitenden Organe, geschützt, geborgen und wohl verpflegt im latenten, schlummernden Zustande verharren können, bis ihre Zeit gekommen ist. Es ist für das Keimzellenmaterial nützlich, wenn es möglichst frühzeitig alles von sich abstreift, sich alles dessen entledigt, was es beim Kampf ums Dasein der begleitenden Eskorte direkt in Mitleidenschaft ziehen kann. Auch hier wieder ist nichts lehrreicher, als ein Vergleich mit den Erscheinungen der vollkommenen Metamorphose, z. B. der höheren Insekten. Wir vergleichen die frühzeitig gesonderten Anlagen der Keimdrüsen, die erst beim erwachsenen Tier in Funktion treten, mit dem frühzeitig gesonderten Zellenmaterial der Imaginalherde der Insekten, das, unbeeinflußt durch die Tätigkeit der arbeitenden Larvengewebe, doch von diesen ernährt und geschützt, in einem ruhenden, latenten Zustand verharrt, bis nach der Verpuppung der Zeitpunkt kommt, wo es in Entwickelungstätigkeit zu treten hat.

Ist es nun richtig, zu sagen, daß sich die Imaginalherde des Darmes aus den somatischen Zellen des Darmepithels, die Imaginalherde der Tracheen aus dem somatischen Tracheenepithel der Larve entwickeln, daß sich solche somatische Zellen in die Zellen der Imaginalanlagen umwandeln? Gewiß nicht! Beide bestehen nebeneinander, aber beide sind miteinander verwandt, indem sie gleicher Abstammung sind. In diesem Sinne kann man ebenso gut sagen, die Geschlechtsdrüsen entstehen bei den Anneliden aus dem Cölothel, wie man sagen kann, die Anlagen des imaginalen Darmes entstehen aus dem Darmepithel der Larve.

Ein Vergleich der verschiedenen Formen der Metamorphose ergibt, daß die Imaginalanlagen um so schärfer lokalisiert und zugleich um so stärker konzentriert sind, je durchgreifender die Metamorphose ist, je mehr die Larvenorgane zu Grunde gehen und je weniger sie sich am Aufbau des imaginalen Organismus beteiligen können. Hiermit verglichen, beteiligt sich bei der Neubildung eines ganzen, neuen Organismus auf geschlechtlichem Wege bei den Metazoen das Soma des Muttertieres gar nicht, es geht vollständig zu Grunde und seine Wiedergeburt geschieht von einer einzigen Zelle aus. Was Wunder, wenn hier die Tendenz zur frühzeitigen Sonderung, zum frühzeitigen Beiseitelegen desjenigen

Zellenmaterials, aus dem heraus später eine erneute Wiedergeburt stattzufinden hat, vielfach noch viel deutlicher ausgesprochen ist!

Was man von dem hier vertretenen Standpunkte aus vom ontogenetischen Geschehen erwarten kann, ist lediglich das, daß in der Ontogenese gewisse Beziehungen existieren zwischen der Bildung der Keimzellen und der Bildung derjenigen somatischen Gewebe und Organe, die sich im Laufe der phyletischen Entwickelung aus dem Keimzellengewebe herausdifferenziert haben. Diese Beziehungen werden hauptsächlich nachbarlicher Natur sein und sich vielleicht nur dann vermissen lassen, wenn intime nachbarliche Beziehungen zwischen den verwandten Zellkomplexen nicht für die leichte Funktion und ungehinderte Entwickelung der einen (der somatischen) oder für die ungetrübte Ruhe der anderen (der Keimzellenkomplexe) eine räumliche Sonderung als nützlich erscheinen lassen. Die phylogenetische Reihenfolge in der Bildung neuer somatischer Körperbestandteile aus dem Keimzellenmaterial wird sich ferner voraussichtlich in der Ontogenie um so weniger deutlich wiederspiegeln, je frühzeitiger die reinliche Scheidung des gesamten somatischen vom reinen Keimzellenmaterial sich vollzieht.

Wenn ich von diesem Standpunkte aus die bekannten Fälle frühzeitiger Sonderung der Keimzellen betrachte, so will es mir scheinen, daß sie im allgemeinen nicht mit der Gonocöltheorie in Widerspruch stehen. Die Urkeimzellen der Wirbeltiere liegen in diesem oder jenem Teil der Mesodermblasen oder ihrer Derivate; bei den Tracheaten treten sie in unmittelbarem Anschluß an dasjenige Zellenmaterial auf, aus dem die den Derivaten des Annelidencöloms entsprechenden, mesodermalen Bildungen hervorgehen. Für die parasitischen Copepoden hat SCHIMKEWITSCH die Sache aufgeklärt. Wenn GROBBEN für Moina recht behält, so liegen auch hier die Urgeschlechtszellen in nächster Nachbarschaft der Mesodermanlagen. Dasselbe gilt für den berühmten Fall von Sagitta, wo die Urgeschlechtszellen von Anfang an in direktester Beziehung zu den Cölomtaschen stehen. Der nicht minder berühmte Fall der Nematoden, der zuerst durch die prächtigen Untersuchungen von BOVERI genau bekannt geworden ist, läßt sich zur Zeit deshalb noch nicht beurteilen, weil die Beziehungen der Gonaden zum übrigen Mesoderm noch nicht aufgeklärt sind. Daß der 1. Seitenzweig der Stammlinie fast das ganze Ektoblast, der 2. Seitenzweig das Entomesoblast liefert, bietet keine Schwierigkeiten, wohl aber die Tatsache, daß der 3., 4. und 5.

Seitenzweig wieder, wenn auch unansehnliche, Ektodermbezirke liefern. Erst jetzt stellen die übrig bleibenden Zellen der Stammreihe die vom Soma gesonderten Anlagen der Geschlechtsorgane dar. Daran ist wohl kaum zu zweifeln. Es ist aber, wie KORSCHELT und HEIDER richtig bemerken, die Frage noch nicht gelöst, ob aus diesen Urgeschlechtszellen nur die wirklichen Oocyten und Spermatocyten, oder auch die Wandzellen der Genitalschläuche hervorgehen. Auch an anderen Schwierigkeiten fehlt es gewiß nicht. Eine solche ist z. B. das bei Tracheaten beobachtete sekundäre Hineinwandern der frühzeitig gesonderten Urgeschlechtszellen in Mesodermsegmente, die sich vollständig getrennt von ihnen ausgebildet haben. Die Zukunft wird zeigen, ob sich diese und andere Schwierigkeiten mit der Gonocöltheorie in natürlicher, ungezwungener Weise in Einklang bringen lassen oder nicht.

Im ganzen aber will es mir scheinen, daß die Tatsache der frühzeitigen Sonderung der Keimzellen sich sehr wohl mit der Gonocöltheorie verträgt, die ja gerade die Keimzellen als die ältesten Gebilde des Metazoenkörpers darstellt, von denen aus in der tierischen Reihe immer neue Evolutionen von sich dem Soma beigesellenden Elementen stattgefunden haben.

Rückblick.

Werfen wir vom Standpunkte derjenigen Form der Gonocöltheorie aus, die ich in diesen Blättern vertrete, einen Blick auf die mutmaßlichen Hauptetappen der Stammesgeschichte der Anneliden von den frühesten Zeiten an, so erhalten wir, kurz skizziert, folgendes Bild:

1) Protozoenkolonien ohne Sonderung von somatischen und Fortpflanzungsindividuen.

2) Protozoenkolonien mit dieser Sonderung.

3) Zweiblättrige, radiäre, ursprünglich festsitzende Tiere, bei welchen die Geschlechtszellen mehrere distinkte Gonaden bilden und sich in diesen Gonaden frühzeitig in Keimzellen, Nährzellen und Wandzellen differenzieren. Die beiden somatischen Epithelblätter erlangen allmählich einen hohen Grad histologischer Differenzierung: Ausbildung des Nervensystems, von Sinnesorganen und der epithelialen Muskulatur. Der einzige ernährende Hohlraum ist das einfache oder sich in einen Kranz von peripheren Kanälen oder Taschen fortsetzende Gastrocöl.

Dieser epitheliale Typus erreicht seinen Kulminationspunkt bei den heutigen Cnidaria.

4) Parenchymatöse, bilateral-symmetrische, kriechende Tiere, bei denen die epithelialen Organe der zweiblättrigen Tiere die Tendenz zeigen, sich in ein zwischen Darm- und Körperepithel eingelagertes Bindegewebe zu versenken. Bildung von subepithelialen, in das Parenchym versenkten Hautdrüsen und Differenzierung eines Teiles derselben zu einem dem Wassergefäßsystem der Platoden ähnlichen, verästelten Nephridialsystem, dessen Elemente sich metamer anordnen. Ausbildung der Gonaden zu Sackgonaden und Entstehung besonderer, neuer, somatischer Abschnitte an denselben, die als Gonodukte der Ausleitung der Geschlechtsprodukte dienen. Reichlichere Ausbildung von Nährzellen (u. a. Dotterzellen) in den Gonaden. Uebergang von der cyklomeren Anordnung der zahlreichen Gonaden zu einer metameren. Größere Konzentration des Nervensystems und Anordnung der Hauptmarkstränge zum Strickleiternervensystem. Ansammlung der Sinnesorgane vorwiegend am Vorderende und innigere Verbindung der zugehörigen zentralen Elemente mit einem Hauptknotenpunkte des übrigen zentralen Nervensystems zu einem Gehirn- oder oberen Schlundganglion.

Einzige ernährende Höhle des Körpers bleibt das Gastrocöl, dessen sich zwischen die Gonaden hineinschiebende Gastrokanäle von der cyklomeren zur metameren Anordnung übergehen. Definitive Installation des Mundes und Schlundes am Vorderende der Bauchseite.

Dieser parenchymatöse Typus erreicht seinen Gipfelpunkt in den heutigen Platoden und Nemertinen.

5) Gegliederte Gonocölwürmer. Körper langgestreckt. Haut kutikularisiert. Zu der inneren Gliederung kommt eine entsprechende äußere hinzu. Auftreten des Afters dorsal am Hinterende. Fast vollständiges Zurücktreten des Parenchyms und der alten Körpermuskulatur. Die Nephridien der vierten Etappe erhalten sich unter Vereinfachung der Verästelungen. Konzentration der Ganglienzellen des Strickleiternervensystems auf die Hauptknotenpunkte: obere Schlundganglien, Ganglienpaare der Bauchganglienkette. Die Sackgonaden erlangen die erweiterte Bedeutung von nutritiven und exkretorischen Gonocölsäcken. In dem Maße, als sie sich ausdehnen, treten die Divertikel der primären ernährenden Höhle, des Gastrocöls, welches zum röhrenförmigen Darm wird, zurück. An ihrer Stelle bleibt zwischen den Gonocöl-

säcken und dem Darm ein mit ernährender Flüssigkeit sich füllender Blutsinus zurück.

Große endotropische und exotropische Evolution somatischer Elemente aus der Wandung der Gonocölsäcke. Unter den endotropischen Bildungen erlangen die Nährzellen die erweiterte Bedeutung der verschiedenen Lymphkörperchen. Muskulöse Differenzierung der Cölomwand. Ihre exotropisch differenzierte Muskelwand liefert, in Ersetzung der alten Körpermuskulatur des vorhergehenden Typus, eine neue Körpermuskulatur (wenigstens die Längsmuskulatur). Die medialwärts gerichtete Muskelschicht der Gonocölsäcke bildet eine Muskelwand um den Blutsinus und später, wenn sich der letztere auf ein Darmgefäßnetz reduziert, die Muskulatur des Darmes. Teile der Muskelwand der Gonocölsäcke liefern die kontraktilen Wandungen der Blutgefäße, die im übrigen ein zwischen den Gonocölsäcken und den benachbarten Organen sich erhaltendes Lückensystem darstellen. Exotropische Wucherungen der Gonocölwand sind die Klappen, die Herzkörper, das Botryoidalgewebe, ferner sich loslösende, den Zellen dieser Wucherungen, sowie den endotropisch sich loslösenden Lymphkörperchen entsprechende Nährzellen, die ins Blut geraten und die Blutkörperchen oder Hämocyten darstellen. Die Gonodukte des vierten Typus werden zu Cölomodukten, sie münden entweder gesondert nach außen oder öffnen sich in die segmentalen Nephridien. Wenn die letzteren selbst mit dem Gonocöl in Verbindung treten, können die ersteren ganz verschwinden.

Zu dem einzig vorhandenen, ernährenden Körperhohlraume der niederen Typen, dem Gastrocöl, sind zwei weitere hinzugetreten, das durch Erweiterung der Gonadenhöhle entstandene Gonocöl (sekundäre Leibeshöhle) und ein ganz neues ernährendes Hohlraumsystem, das Blutgefäßsystem oder Hämocöl, mit dem wir uns nun im folgenden, dritten Hauptabschnitt einläßlich beschäftigen wollen.

Dritter Hauptabschnitt.

Die Hämocöltheorie.

Im vorliegenden Abschnitte wird, in diesem Umfange, wenn ich mich nicht täusche, zum ersten Male, der Versuch gemacht, in die vergleichende Morphologie des Blutgefäßsystems einen einheitlichen Gesichtspunkt hineinzutragen. Es scheint mir dabei, daß man bisher viel zu sehr das Lumen des Gefäßsystems in den

Vordergrund gestellt hat, während die Wandung, besonders der kontraktilen Zentralteile, in der Theorie ziemlich vernachlässigt worden ist. Und doch wird das Lumen nur durch die Wandung charakterisiert. Schon seit längerer Zeit habe ich das Unzureichende der herrschenden Pseudocöltheorie nach dieser Richtung empfunden, und es erschien mir jeder ernsthafte Versuch, die Frage wieder zur Diskussion zu bringen und von anderen, neuen Seiten zu beleuchten, der Beachtung wert zu sein. Meine eigenen diesbezüglichen Anläufe datieren im wesentlichen bis zur Zeit des Erscheinens der SPENGELschen Enteropneusten-Monographie im Jahre 1893 zurück, und ich habe seitdem das Problem stetsfort im Auge behalten. Veranlassung, mich neuerdings ganz intensiv und umfassend damit zu beschäftigen, gaben die vor 2 Jahren begonnenen Vorarbeiten zu einer neuen Lieferung der zweiten Auflage meiner „vergleichenden Anatomie", welche eine „Einleitung zu den Metazoa" enthalten wird.

Wenn ich jetzt mit einer Theorie des Hämocöls vor die Oeffentlichkeit trete, so schöpfe ich den Mut dazu aus folgenden Umständen und Erwägungen. Bei meinem Studium der ausgedehnten Literatur habe ich auf Schritt und Tritt geglaubt, mich von dem heuristischen Werte der Grundideen derselben überzeugen zu können. Ich habe zu oft wiederholten Malen, von diesen Ideen ausgehend, mir gesagt, daß die Dinge wohl so und nicht anders liegen werden und nachträglich meine Voraussage bestätigt gefunden. Ich darf wohl sagen, daß sich mein Studium der Literatur zu einer förmlichen Entdeckungsreise für die Theorie günstiger, wichtiger und wohlverbürgter Tatsachen gestaltete, während mir die ihr ungünstigen Beobachtungsresultate von geringerem Werte zu sein schienen. Inwieweit diese Wertschätzung rein subjektiver Voreingenommenheit entspringt oder von ihr beeinflußt ist, das zu entscheiden will ich dem Leser überlassen, dem ich das wichtigste Beobachtungsmaterial in extenso vorführe. Unter den Forschungen der neuesten Zeit, welche den Grundgedanken der Theorie besonders eklatant bestätigen, sind in allererster Linie die sorgfältigen Untersuchungen von BERGH über die Histologie des Gefäßsystems der Mollusken, Anneliden und Arthropoden zu erwähnen. Auch die neue Folge von Studien über den Körperbau der Anneliden, die mein Freund E. MEYER im vorigen Jahre herausgegeben hat und in welcher neuerdings Ideen vertreten werden, denen ich mich im folgenden eng anschließe, bestärkten mich in meinem Vorhaben. Und schließlich sagte ich mir, daß es vielleicht manchem Forscher

willkommen sein dürfte, eine ausführlichere Zusammenstellung der wichtigsten embryologischen und histologischen Untersuchungen über das Blutgefäßsystem zu besitzen.

Historisches.

Unter dieser Ueberschrift soll nur über solche Ansichten von der morphologischen Bedeutung und vom Ursprung des Blutgefäßsystems referiert werden, die eine größere Tragweite haben, insofern sie sich zum mindesten auf größere Abteilungen wirbelloser Tiere beziehen. Auf Spezialideen, die einzelne Bestandteile des Blutgefäßsystems betreffen und nur auf einzelne Formen oder kleinere Formengruppen gemünzt sind, soll im speziellen Teile in gebührender Weise hingewiesen werden.

Die historische Uebersicht wird zeigen, daß meine Hämocöltheorie mehrere Gedanken enthält, die schon früher bei dieser oder jener Gelegenheit, für diese oder jene Tiergruppe ausgesprochen oder doch angedeutet worden sind. Nil sub sole novum!

Ich beginne den historischen Ueberblick mit LEYDIG, denn wenn sich auch dieser große Histologe nicht mit Spekulationen über den Ursprung des Blutgefäßsystems abgegeben hat, so verdanken wir ihm doch grundlegende Forschungen über den histologischen Bau des Gefäßsystems, welcher in der Theorie eine so große Rolle spielt. Von kapitaler Bedeutung ist dabei die Endothelfrage. Was hierüber LEYDIG (1857) in seinem berühmten Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere sagt, könnte auch heutzutage noch nach 45 Jahren fast wörtlich in einem Lehrbuch stehen.

Vom Gefäßsystem der Wirbellosen sprechend, behandelt er das Herz, dessen Hauptteil immer die Muskulatur sei, und sagt dann folgendes:

„Nach innen wird die Herzmuskulatur überzogen von einer feinen Haut, dem Endocardium, über deren eigentliche histologische Natur ich noch nicht recht ins Klare gekommen bin, bald nämlich glaubt man außer der Bindesubstanz noch ein wirkliches Epithel vor sich zu haben (z. B. bei Paludina vivip.), bald macht sie nur den Eindruck von einer homogenen Haut mit eingestreuten Kernen (Larven von Corethra plumicornis z. B.); oder sie präsentiert sich endlich als wirkliche, homogene Intima (z. B. in der Raupe von Bombyx rubi). Ich möchte mich auch lieber dahin neigen, das Endocardium

einfach für die flächenhafte Ausbreitung der Bindesubstanz zu halten, welche das Gerüst des Herzens bildet, wofür spricht, daß, wie wir sehen werden, diese Haut unmittelbar in das Bindegewebe der Organe übergeht, nachdem die Gefäße ihre Selbständigkeit verloren haben. Die Frage nach dem Epithel muß einstweilen noch für eine offene erklärt werden."

Und an einer anderen Stelle sagt LEYDIG:

„Oben bereits, als von der Gefäßstruktur der Wirbeltiere die Rede war, konnte ich nicht umhin, bezüglich der Konstanz des Gefäßepithels einige Bedenklichkeiten einzustreuen, die sich mir noch lebhafter in Anbetracht der Wirbellosen aufdringen. Ich habe bis jetzt weder bei Würmern noch Weichtieren, noch den Gliederfüßlern ein zweifelloses Gefäßepithel wahrnehmen können und möchte daher das Vorhandensein desselben fast in Abrede stellen."

Heute, nach 45 Jahren, sehen wir wiederum einen der geschicktesten Histologen an der Arbeit, um die jetzt noch für die Meisten überraschende Behauptung zu begründen, daß dem Herzen und den größeren Blutgefäßen der Mollusken und Articulaten ein Endothel fehlt.

Schon in den siebziger Jahren beschäftigten sich HAECKEL und LANKESTER mit der morphologischen Natur des Blutgefäßsystems. Beide hielten Blutgefäßsystem und Leibeshöhle für Differenzierungsprodukte eines und desselben cölomatischen Hohlraumes (der Name Cölom stammt von HAECKEL). LANKESTER betrachtete auch das Wassergefäßsystem der Platoden als eine Form, und zwar die einfachste, des Blutgefäßsystems. Für die genetische Quelle der Kanäle und Hohlräume des Lymph- und Blutgefäßsystems hielt er etwas später (1877) das Enterocöl (der Name stammt von HUXLEY, 1875). Da LANKESTER seine damaligen Ansichten mit Bezug auf das Blutgefäßsystem wohl schon längst aufgegeben hat, will ich auf diese seine älteren Darlegungen nicht näher eintreten.

Aehnliche Ansichten bezüglich der Einheit der verschiedenen extraintestinalen Hohlraumbildungen hatte übrigens, speziell für die Wirbeltiere, der Anatome HIS schon früher (1865) vertreten und besonders auf die Uebereinstimmung in der Epithelauskleidung — die als Endothel bezeichnet wurde — hingewiesen.

Den Brüdern O. und R. HERTWIG gebührt unstreitig das Verdienst, die Frage nach dem Ursprung und der morphologischen Bedeutung des Blutgefäßsystems durch ihre Cölomtheorie (1881) erst recht in Fluß gebracht zu haben. Sie betrachten das Blutgefäßsystem als etwas vom Enterocöl vollständig Ge-

sondertes und Verschiedenes. Sie halten es für ein Schizocöl, unter welchem Namen HUXLEY 1875 solche extraintestinale (periviscerale) Hohlräume verstanden hatte, die durch Spaltenbildung („splitting") im Mesoblast entstehen, und gelangen zu dem Resultate:

„daß die Leibeshöhle der Enterocölier früher als das Blutgefäßsystem erscheint, daß das letztere sich unabhängig von ihr aus Spalten und Lücken des Mesenchyms entwickelt, und daß die Anwesenheit von Kommunikationen zwischen beiden Hohlraumsystemen bei den Arthropoden erst sekundär erworben wurde."

Zweifellos war es ein großes Verdienst von O. und R. HERTWIG, daß sie so scharf die ursprüngliche Unabhängigkeit der beiden Systeme von Hohlräumen betonten und dieses Verdienst wird nicht dadurch geschmälert, daß sie sich bei den Mollusken offenbar irrten, indem sie hier Perikard, Herz, Gefäße, Sinusse und Lakunensystem in einen Tiegel warfen und in ihrer Gesamtheit für ein Schizocölsystem, das bloß dem Blut- und Lymphgefäßsystem der Enterocölier entspreche, erklärten.

Ein weiteres Verdienst der Cölomtheorie von O. und R. HERTWIG ist anerkanntermaßen der Versuch, dem histologischen Habitus der Gewebe des erwachsenen Tieres eine gewissermaßen symptomatische Bedeutung für die Ermittelung ihrer Bildungsweise abzugewinnen. Auch auf die ernährenden Hohlräume wenden sie diesen Gedanken an, der vornehmlich von HATSCHEK in einsichtiger Weise weiter verfolgt worden ist und dem nach meiner Vermutung noch eine bedeutende Zukunft gehört. Sie sagen:

„Entsprechend seiner abweichenden Entwickelungsweise ist das Schizocöl auch anatomisch vom Enterocöl leicht zu unterscheiden. Ihm fehlt eine besondere epitheliale Auskleidung; es ist ein unregelmäßiger Raum, an dessen Wand die Eingeweide zwar angewachsen sein können, ohne daß es jedoch zur Bildung eines dorsalen und ventralen Mesenteriums kommt; es steht endlich in keiner engeren Beziehung zu den Geschlechts- und Exkretionsorganen."

Auch dieser Satz enthält wohl Richtiges und Falsches; er berührt Fragen, die auch heute noch zu den kitzlichsten der vergleichenden Histologie gehören.

1882 äußerte HUBERT LUDWIG, gestützt auf entwickelungsgeschichtliche Beobachtungen an Asterina gibbosa, die Vermutung, daß die Spalte, welche er als erste Anlage des oralen Blutgefäßringes bei dem genannten Seestern beobachtete, „eine unmittelbare Fortsetzung der ursprünglichen Furchungshöhle, gewissermaßen der letzte Rest derselben" sei. Die Frage nach Ur-

sprung und Bedeutung des „Blutgefäßsystems“ der Seesterne gänzlich offen lassend, will ich doch konstatieren, daß hier wohl der Grundgedanke der „Blastocöltheorie“ zuerst geäußert worden ist.

Die „Blastocöltheorie“ des Blutgefäßsystems hat, von LUDWIG unabhängig, O. BÜTSCHLI im Jahre 1883 in seiner Schrift „Ueber eine Hypothese bezüglich der phylogenetischen Herleitung des Blutgefäßapparates“ für einen Teil der Metazoen zu begründen versucht. Da die Ideen BÜTSCHLIS die herrschenden geworden und bis heutigen Tages geblieben sind, so ist eine eingehendere Darstellung derselben in ihrer ursprünglichen Form durchaus am Platze.

Schon 1878 hatte sich BÜTSCHLI in seinem Kollegienhefte bei Anlaß der Besprechung der Ontogenie des Wirbeltierherzens folgende bedeutsame Notiz gemacht:

„Ein eigentümliches Verhalten zeigt sich dabei auch bei der Bildung des Herzens, dessen Höhle sich als ein Abkömmling des, zwischen Mesoderm und Entoderm gelegenen, spaltförmigen Hohlraumes darstellt, indem das Herz sich durch Einstülpung der Darmfaserplatte in die Parietalhöhle des mittleren Blattes bildet. Da nun diese spaltförmige Höhle als ein Rest der ursprünglichen Leibeshöhle (d. h. Furchungshöhle) zu betrachten sein dürfte, so würde sich vielleicht dadurch, hinsichtlich der allgemeinen Bildungsweise des Gefäßsystems, die Möglichkeit ergeben, daß dasselbe ursprünglich als Rest der primitiven Leibeshöhle, nach Ausbildung der sekundären, aufgetreten sei . . .“

In der Vermutung, daß die Lumina der Blutgefäße Reste des Blastocöls seien, wurde BÜTSCHLI durch die Beobachtungen von SALENSKY über die Entwickelung der Blutgefäße einiger Polychäten bestärkt, von denen später die Rede sein wird.

Diese Lösung des Problems der Blutgefäßentwickelung hielt BÜTSCHLI „für eine sehr ansprechende, da sie keiner eigentlichen Neubildungen, deren funktioneller Wert ja stets sehr schwer verständlich ist, bedarf“. Es lasse sich auch leicht verstehen, „daß sich das neu entstandene Organsystem nach Bedürfnis weiter entwickelte und differenzierte, kontraktile Abschnitte zur Bewegung der Blutflüssigkeit ausbildete und wie von ihm aus Gefäßausbreitungen in entlegenere Bezirke neugebildet werden konnten“.

BÜTSCHLI bespricht sodann einige Beobachtungen über die Herz- und Blutgefäßsystementwickelung bei Wirbeltieren. „Entweder sollen die Gefäße durch allmähliches Hohlwerden ursprünglich solider Anlagen oder durch Auftreten spaltartiger Lücken im

Darmfaserblatt entstehen.“ Er kann in diesen beiden Bildungsmodi nicht die ursprüngliche, phylogenetische Entstehungsweise erblicken. Die Gefäße können phylogenetisch nicht zuerst als solide Anlagen aufgetreten sein.

„Doch auch die Theorie, welche die Gefäße durch Auftreten von Spalt- und Lückenräumen im Mesoderm erklärt, hat ihre Bedenklichkeiten. Solche Spalt- und Lückenräume muß man sich doch zuerst als ein System untereinander nicht, oder doch nur unvollständig, zusammenhängender Bluträume vorstellen, so daß in einem in dieser Weise hervorgebildeten primitiven Gefäßapparat die physiologisch wichtigste Bedeutung des Apparates nicht zur Ausführung gelangen konnte, nämlich der Umtrieb der Blutflüssigkeit im Körper.“

Ich möchte mir hier gleich die Zwischenbemerkung gestatten, daß ich in diesem Punkte Bütschli nicht beipflichten kann. Die erste Funktion des Blutgefäßsystems wird wohl die ernährende gewesen sein. Man kann sich sehr wohl das Auftreten von nicht zirkulierenden, bloß etwa fluktuierenden Ansammlungen ernährender Flüssigkeit, z. B. im Umkreis des Darmes, vorstellen, nicht aber einen Zirkulationsapparat ohne ernährende Bedeutung. Und ist denn das Blastocöl ein Zirkulationsapparat?

Doch kehren wir zum Bütschlischen Gedankengang zurück. Jene Schwierigkeiten sind nach ihm nicht vorhanden, wenn man seine Blastocölhypothese annimmt.

„Nach dieser ist gerade das Lumen der Gefäße das Primitive; die Gefäße nehmen ihren Ursprung durch Sonderung eines ursprünglich einheitlichen Hohlraumes in zahlreiche untergeordnete Gefäßräume. Letzterer Umstand bedingt jedoch auch, daß unsere Hypothese den Blutgefäßapparat als ein durchaus zusammenhängendes System entstehen sieht und daher die oben aufgestellte Bedingung erfüllt.“

Zu Gunsten seiner Theorie führt sodann Bütschli in sehr überzeugender Weise die Beobachtungen über die Herzentwickelung der Arthropoden an, nach welchen dorsale Randwülste der beiden seitlichen Mesodermstreifen, indem sie über dem Darm einander entgegenwachsen, in der dorsalen Mittellinie so zusammentreffen, daß sie das von Anfang an hohle Herzrohr bilden. Der Hohlraum könne nichts anderes als das sich hier erhaltende Blastocöl sein.

Die Beobachtungen, die Bütschli zitiert, sind seine eigenen über die Entwickelung der Biene (1870), die von Metschnikoff über die Entwickelung von Geophilus (1875) und die von Claus über die Ontogenie von Branchipus (1873).

Im Jahre 1885 veröffentlichte Schimkewitsch zwei kurze

Mitteilungen „über die Identität der Herzbildung bei den Wirbel- und wirbellosen Tieren", die trotz mancher Unklarkeiten Gedanken von großer Bedeutung enthalten. In der ersten Mitteilung kommt er zu folgenden Resultaten:

„1) Das Herz der Wirbel- und wirbellosen Tiere entwickelt sich weder auf Rechnung des Darmfaserblattes, noch auf Rechnung des Hautfaserblattes, sondern auf Rechnung des Teiles, welcher dem Rückenmesenterium der Würmer entspricht."

In der beigegebenen schematischen Figur 4 wird das Rückengefäß der Anneliden als ein Hohlraum zwischen den auseinanderweichenden beiden Lamellen des hämalen Mesenteriums dargestellt.

„2) Die Abschnürung der Herzhöhle von der Höhle des Mitteldarmes bei den wirbellosen Tieren ist nur scheinbar, in der Tat ist die Herzhöhle, wie im ersten, so auch im zweiten Falle, ein Rest der Furchungshöhle."

Zur Begründung verweist Schimkewitsch auf die Beobachtungen von Metschnikoff am Skorpion und diejenigen von Salensky an Anneliden, ferner auf eigene an Spinnen angestellte Untersuchungen, welche ergaben, daß auch hier das Herz so zu stande kommt, daß die Mesodermsegmente dorsalwärts einander entgegenwachsen und in der dorsalen Mittellinie zusammentreffen, dabei aber das Lumen des Herzens zwischen sich offen lassen. Dadurch, daß die Hälften des Darmfaserblattes viel später zusammenwachsen als die des Hautfaserblattes, erscheint die Herzanlage eine Weile noch gegen den Darm zu offen, während sie dorsalwärts schon geschlossen ist.

„3) Die Entstehung des Herzens bei den Wirbeltieren aus zwei Hohlräumen ist, trotz Balfour, ein primitiver Entwickelungsvorgang."

Schimkewitsch vergleicht dabei die Einstülpungen des Darmfaserblattes in die Parietalhöhlen der Wirbeltiere mit den in den Cölomraum eingesenkten, gegen die Furchungshöhle offenen Rinnen am mediodorsalen Rande der Mesodermsegmente der Arthropoden. Er macht darauf aufmerksam, daß in beiden Fällen die paarigen Herzanlagen sich „am Zusammenkunftsorte der Mesodermplatten auf der Seite, die der Nervenanlage gegenüberliegt", bilden. Bei den Wirbeltieren aber werden die betreffenden Einstülpungen vor der Zusammenkunft der Mesodermplatten zu Blasen abgeschlossen, so daß das Herz anfangs als ein paariges Organ erscheint.

Gegenüber Balfour betont Schimkewitsch, daß er weder bei Embryonen noch bei erwachsenen Spinnen eine der Muskelschicht innen anliegende Epithelschicht habe nachweisen können.

In seiner zweiten Mitteilung macht Schimkewitsch auf einige

Litteraturangaben, die er übersehen, aufmerksam, welche seine Auffassung bestätigen. — Er anerkennt die Priorität BÜTSCHLIS. Auch die Herzbildung der Tunicaten (nach SALENSKY, KOROTNEFF, SEELIGER) zieht er kurz in den Kreis seiner Betrachtungen. Doch ist sein diesbezügliches Schema insofern ungenau, als er die Perikardwand sich auf der vom Darme abgewendeten Seite zur Bildung der Herzanlage einstülpen läßt. Im übrigen äußert sich SCHIMKEWITSCH folgendermaßen:

„Auch hier — bei den Tunicaten nämlich — ist die Höhle des Herzens ein Rest der Furchungshöhle, aber die Perikardialhöhle ist ein Rest einer archenterischen Höhle. Ich habe schon in meiner ersten Mitteilung angezeigt, daß nach den Beobachtungen HOFFMANNS das Epithelium des Herzens der Reptilien und Teleostier sich aus dem Entoderm bildet, daß aber bei den Arthropoden auch die Zellen des sekundären Entoderms in die Höhle des Herzens eintreten, sie bilden aber Blutkörperchen. Deshalb ist es möglich, zuzulassen, daß das Herz der Arthropoden nur dem Myocardium der Wirbeltiere entspricht, aber dasjenige der Tunicaten nur dem Endocardium der Wirbeltiere."

Die hierauf folgenden Ausführungen über das Perikard der Tunicaten, Arthropoden und Vertebraten darf ich wohl übergehen.

In seiner Arbeit über Argulus foliaceus resumiert LEYDIG (1889) seine allgemeinen Anschauungen, zu denen er in früherer und späterer Zeit über die Bildung der Blutgefäße und Bluträume bei niederen und höheren Tieren gelangt war. Er hebt folgende Punkte hervor:

„1) Der Leibesraum in erster Anlage ist Blut- und Lymphraum.

2) Kanalartige Verengerungen und sich verästelnde Verlängerungen werden zu Blut-Lymphgefäßen.

3) In geweblicher Beziehung treten zur Begrenzung der Räume und Kanäle immer Matrixzellen des Kutikular- oder Bindegewebes ein, welche, nach innen zu, einen homogenen Saum abscheiden. Zwischen Bindegewebe und Bluträumen herrscht innige Beziehung; „beide gehören zusammen wie Berg und Tal".

4) Als allerletzte Ausläufer des Hohlraumsystems haben die Spaltengänge des Bindegewebes und die Porengänge des Kutikulargewebes zu gelten."

ZIEGLER (1889, 1890) schließt sich mit Bezug auf die phylogenetische Herleitung des Blutgefäßsystems BÜTSCHLI an. Es ist dasselbe seiner Ansicht nach auf einen zwischen Leibeswand und Darmwand (bezw. Ektoderm und Entoderm) gelegenen einzigen Hohlraum, die primäre Leibeshöhle oder das Protocöl, zurückzuführen.

„Embryologisch stammt er entweder von dem Hohlraum der Blastula (Blastocöl) oder er ist nach der Gastrulation als Spaltraum zwischen Ektoderm und Entoderm aufgetreten (Schizocöl).“

Aus diesem Protocöl hat sich das Blutgefäßsystem + Lakunensystem der Mollusken und sowohl das Blut- wie das Lymphgefäßsystem der Wirbeltiere differenziert. Was die Entstehung der letzteren Systeme aus der primären Leibeshöhle anbetrifft, so stellt sich ZIEGLER dieselbe so vor. Das Protocöl

„war von einzelnen Mesodermzellen und Derivaten desselben (Mesenchym und mesenchymatösen Geweben) durchsetzt. Die Flüssigkeit, welche in der primären Leibeshöhle sich befand, gewann die Fähigkeit, einzelne Mesenchymzellen abzulösen und mit sich zu führen. Dann differenzierte sich die primäre Leibeshöhle in das Lymphgefäßsystem und das Blutgefäßsystem; dem letzteren fiel in erster Linie die respiratorische Funktion zu, und in Anpassung an dieselbe nahmen die in diesem System zur Ablösung kommenden Mesenchymzellen die Charaktere der roten Blutkörperchen an.“

In seiner systematischen „Phylogenie“ stellt sich HAECKEL (1896) mit Bezug auf das Blutgefäßsystem im wesentlichen auf den Standpunkt der Cölomtheorie der Gebrüder HERTWIG. Er hält dieses System im Gegensatz zum Cölom für ein Schizocöl.

„In den verschiedenen Geweben und besonders in dem reichlich entwickelten Bindegewebe des Mesoderms entstehen zahlreiche Gewebslücken (Lacunae), in denen sich Nährflüssigkeit (Lymphe) ansammelt. Indem sich diese Mesenchymlücken erweitern und netzförmig verbinden, entsteht ein lakunäres Gefäßsystem. Anfänglich haben diese Lakunen noch keine besondere Wandung; später bildet sich eine solche aus, indem die angrenzenden Mesenchymzellen zur Bildung eines Plattenepithels zusammentreten (»Gefäß-Endothelien«). Andere, amöboide Mesenchymzellen treten in die Flüssigkeit, vermehren sich, frei schwimmend, innerhalb derselben, und werden so zu »farblosen Blutzellen« oder Lymphzellen (Leukocyten). Später übernimmt ein Teil dieser Lymphzellen vorzugsweise die Funktion des Gaswechsels, bildet eigentümliche (meist rote) »Blutfarbstoffe« und verwandelt sich so in »rote Blutzellen« (Rhodocyten oder Erythrocyten).“

Im 2. Bande des von ihm herausgegebenen „Treatise on Zoology“ (1900) spricht sich LANKESTER über das Blutgefäßsystem folgendermaßen aus:

„The essential element of this system is a modification of a primary tissue similar to the embryonic connective tissue of Vertebrata. Its distinctive character is that the constituent cells form elongated fibre-like groups, branching and constituting a reticulum whilst at the same time the cell-substance, instead of giving rise to fibrillar skeletal material, becomes liquefied axially. Thus tubes

consisting of rows of elongated nucleated cells are formed containing a highly organized liquid, which is often coloured red with haemoglobin, and contains the nuclei of disintegrated cells, which were the sources of the haemoglobinous fluid, as in Chaetopoda and some Mollusca (Planorbis) and some Arthropoda. On the other hand, the fluid may be colourless, whilst in it float haemoglobinous corpuscles, as in Vertebrata, some Mollusca (Solen legumen, Arca), and some Echinoderma, or the fluid may not only itself be colourless but contain only colourless floating corpuscles (most Molluscs, Arthropods, and Echinoderms)."

Was den ersten Ursprung des Blutgefäßsystems anbetrifft, so ist jetzt LANKESTER auch der Ansicht, daß er von dem des Cöloms durchaus verschieden sei. Kommunikationen zwischen beiden sind nach LANKESTER sekundärer Natur. Die weit verbreitete Ansicht, daß bei den Mollusken und Arthropoden eine solche offene Kommunikation existiere, teilt LANKESTER nicht. Wir werden hierauf bei einer anderen Gelegenheit ausführlich zurückkommen, dann nämlich, wenn wir von seiner „Phleboedesis-Theorie" sprechen werden. Gegenüber der Ansicht, daß das Blutgefäßsystem ein Ueberbleibsel des Blastocöls sei, begnügt sich LANKESTER damit, zu sagen, daß die embryologischen Tatsachen, auf die sie sich stützt, „are not in themselves conclusive as to the ancestral arrangements of the parts in question".

Die Frage der phylogenetischen Entstehung des Blutgefäßsystems der Anneliden hat sich auch ED. MEYER vorgelegt und zuerst 1890 und sodann 1901 zu beantworten gesucht. Ich brauche nicht auf die Darstellung vom Jahre 1890 zurückzukommen, da sie in der neueren in allen wesentlichen Punkten enthalten ist. In einigen der wichtigsten Punkte stimmen nun meine eigenen Ansichten durchaus mit denen von E. MEYER überein, die er in folgender Weise formuliert:

„Die vom Darme gelieferte Nährflüssigkeit wird sich anfangs wahrscheinlich um den letzteren herum in einem umfangreicheren Sinus angesammelt haben, um sich von dort aus in lakunären Hohlräumen durch den Körper zu verbreiten. Diese Lakunen reduzierten sich später und erhielten eine bestimmte Anordnung infolge der gegenseitigen Annäherung der peritonealen Wandung der sich erweiternden paarigen und metameren Geschlechtsfollikel. Hieraus lassen sich weiter als eine mechanisch-topographische Folge die hauptsächlichsten Teile des typischen Gefäßsystems der Anneliden ableiten, nämlich die medianen Längsstämme und die intersegmentalen Ringgefäße, sowie auch der bei verschiedenen Formen noch vorkommende Darmsinus. Aus der vorgeschlagenen Erklärung ergibt sich ferner der Umstand, daß das Gefäßsystem, dessen Hohl-

räume sich als Ueberreste der primären Leibeshöhle erweisen, ursprünglich keine eigenen Wandungen gehabt, sondern solche zuerst vom Mesenchym und nachher vom Cölothel erhalten haben muß. Von den primären Phagocyten der retroperitonealen Lymphe, in welcher sich später die Blutpigmente entwickelten, verwandelte sich vielleicht ein Teil zu Blutkörperchen, während die übrigen verschwanden. Andererseits ist aber auch der Ursprung der Blutzellen von sekundären Phagocyten, die aus dem Cölomepithel austraten und die primären Wanderzellen ersetzten, denkbar."

Nicht minder wichtig als diese ausgezeichnete phylogenetische Betrachtung ist, was E. Meyer zusammenfassend über Struktur und Entwickelung des Gefäßsystems der Anneliden sagt:

„Die Wände der Blutgefäße bestehen bei den typischen Anneliden in der Regel bloß aus dem Peritonealepithel; wenn sie dagegen pulsieren, wie z. B. das Rückengefäß, so sind sie außerdem noch mit Muskelelementen ausgestaltet, die der genannten Membran von innen anliegen. Das Vorhandensein einer besonderen Intima ist nicht mit Sicherheit festgestellt; mir scheint es, daß eine solche überhaupt fehlt. In vielen Fällen ist das Vorkommen eines geräumigen Darmsinus konstatiert worden, den nicht selten ein dichtes Lacunennetz ersetzt. Hier sind nun die Bluträume einerseits vom Peritoneum, andererseits aber unmittelbar vom Epithel des Mitteldarmes begrenzt."

Meyer betont dann, daß die Angaben aller Autoren darin vollkommen übereinstimmen, daß die Wandungen des Gefäßsystems bei den Ringelwürmern so oder anders aus Elementen der Mesodermstreifen gebildet werden; über den speziellen Bildungsmodus aber herrsche noch keine Uebereinstimmung.

„In denjenigen Fällen, wo bei der ausgebildeten Form ein Darmsinus vorkommt, erscheint dieser Teil des Gefäßsystems in der Ontogenese ganz zuerst und entsteht dadurch, daß sich infolge von Flüssigkeitsansammlung die Splanchnopleura von dem Darmepithel einfach abhebt."

Was die Bildung der Hauptgefäße anbetrifft, so macht E. Meyer darauf aufmerksam, daß nach verschiedenen Beobachtungen der Unterschied gegenüber der Bildung des Darmsinus nur darin besteht,

„daß sich das Peritoneum nur an denjenigen Stellen von der Darmoberfläche abhebt, die dem zukünftigen Verlaufe der bezeichneten Gefäße entsprechen. Dazu kommt übrigens noch ein lokales Auseinanderweichen der beiden Epithelblätter der Mesenterien resp. der Dissepimente, so daß die im Entstehen begriffenen Gefäße anfangs die Gestalt von Rinnen haben, die gegen den Mitteldarm offen sind und sich erst später durch Zusammenrücken ihrer Ränder in vollkommen abgeschlossene Röhren verwandeln."

Die mehrfach beschriebene Anlage der Blutgefäße in Form von soliden Mesodermzellsträngen, deren periphere Elemente die Gefäßwandung, während die axialen Zellen das Blut und die Blutkörperchen bilden sollen, deutet E. MEYER so, daß in diesem Falle die Gefäßwände und Blutkörperchen gleichzeitig, im ersten Falle zuerst die Gefäßwände entstehen.

„Nicht endgültig aufgeklärt“, sagt MEYER, „ist es bis jetzt, woher die kontraktilen Elemente der pulsierenden Gefäße und die Blutkörperchen ihren Ursprung nehmen. Am einfachsten wäre es natürlich, dieselben ohne weiteres ebenfalls vom Peritonealepithel herzuleiten, wie das gewöhnlich auch geschehen ist[1]). Doch sind Gründe vorhanden, die es wahrscheinlich machen, daß sich die Sache gar nicht so einfach verhält.“

MEYER verweist auf Beobachtungen von WILSON über die Anlage des Bauchgefäßes bei Lumbricus und auf einige Abbildungen von VEJDOVSKY, welche sich auf das sich entwickelnde Bauchgefäß von Rhynchelmis beziehen, und schließt dann so:

„Was nun aber die eigentliche Herkunft der in Rede stehenden Zellen (besondere Zellen, welche die innere Gefäßwand liefern sollen) betrifft, so bleibt dieselbe vorläufig unbekannt: sie können vom Cölothel ausgewandert sein oder dem primären Mesenchym angehören und im letzteren Falle entweder vom Ektoderm oder vom Entoderm herrühren.“

ED. MEYER kommt hierbei hart an die Grenze meiner eigenen Ansicht, die ich im folgenden entwickeln werde. Hätte er sie erreicht, d. h. hätte er sich davon überzeugt, wie in Wirklichkeit in großen Abteilungen des Tierreiches die kontraktilen Gefäßwände Bildungen der Cölomwände sind, so hätte er, davon bin ich überzeugt, dieselben theoretischen Schlußfolgerungen gezogen wie ich. Ich hoffe, daß er diese letzteren als die nächstliegenden und natürlichen Konsequenzen seiner eigenen Theorie von der Abstammung der Anneliden anerkennen wird, und vermute, daß hauptsächlich die Ansicht, die sich MEYER auf Grund seiner Untersuchungen gebildet hat, daß nämlich die Darmmuskulatur dem primären Mesenchym entstamme, ihn daran verhindert hat, zu einer der meinigen entsprechenden Hypothese über den phylogenetischen Ursprung der Herzmuskulatur zu gelangen.

Seit einigen Jahren (seit 1898) publiziert BERGH eine Reihe von überaus sorgfältigen und feinen Studien über den histologischen

1) Diese Bemerkung scheint mir nach meiner Kenntnis der Literatur nicht zutreffend zu sein.

Bau des Blutgefäßsystems bei den drei größten Gruppen der wirbellosen Tiere. Ich habe diese Untersuchungen freudig begrüßt, erblicke ich doch in ihnen von Anfang bis zu Ende eine Bestätigung meiner Ansichten. BERGH gelangt selbst auf Grund seiner Untersuchungen zu „Gedanken über den Ursprung der wichtigsten geweblichen Bestandteile des Blutgefäßsystems" (1902), die nur eine Strecke weit mit den meinigen eine gemeinsame Richtung einschlagen, sich nachher aber sehr bald bedeutend von ihnen entfernen.

Zunächst hält BERGH einen von ihm schon 1890 ausgesprochenen Hauptsatz aufrecht, welcher lautet, „daß es nicht nur möglich, sondern sogar wahrscheinlich ist, daß die Blutgefäße sich auf Grundlage von kontraktilen Zellen (phylogenetisch) entwickelt haben".

Diesem Satze kann ich bis zu einem gewissen Grade beistimmen, indem auch ich die Wandungen großer Bezirke des Blutgefäßsystems auf kontraktile Elemente, nämlich auf die kontraktile Wand der Gonocölsäcke zurückführe. BERGH diskutiert diese Möglichkeit gar nicht, seine Gedanken nehmen eine andere Richtung. Ich bedaure, daß BERGH bei der Untersuchung des histologischen Baues des Blutgefäßsystems der Anneliden gerade den für mich wichtigsten Punkt, die Beziehungen der Gefäßwand zur Cölomwand, vernachlässigt hat. Hätte er diese Beziehungen schärfer ins Auge gefaßt, so wäre er, glaube ich, zu mit den meinigen besser übereinstimmenden Anschauungen gelangt.

Gegenüber einem Vorwurf von seiten E. MEYERS, daß er (BERGH) uns nicht erklärt habe, wie er sich eigentlich den Ursprung der Blutgefäße aus kontraktilen Elementen vorgestellt habe, sagt BERGH, daß er das auch jetzt noch insofern nicht könne, als er sich „keine Wahnbilder einer Urform vormache, bei der zuerst die Blutgefäße entstanden seien".

Ich tröste mich mit E. MEYER und anderen, die nicht ganz normal sind, mit dem einigermaßen beruhigenden Gefühl, daß man heutzutage in den Irrenhäusern ganz human behandelt wird.

Ob überhaupt ein mono- oder polyphyletischer Ursprung des Zirkulationssystems wahrscheinlicher sei, darüber hat sich BERGH keine bestimmte Ansicht bilden können. Daß aber das Blutgefäßsystem auf Grundlage von kontraktilen Zellen entstanden sei, hält er aus dem einfachen Grunde für das einzig Wahrscheinliche, weil die Bildung eines Blutgefäßsystems ohne kontraktile Elemente ihm sinn- und zwecklos erscheint.

„Es ist mir schwer, mir es anders vorzustellen, als daß die erste Ausbildung eines speziellen Kanalsystems für eine ernährende oder der Atmung nützliche Flüssigkeit nur dadurch seine Bestimmung erfüllen kann, daß diese in Bewegung gesetzt wird, und zwar wird der einfachste Modus zur Erfüllung dieses Anspruchs dieser sein: daß das Movens in den Wandungen des Kanalsystems selbst enthalten ist. Sehen wir doch auch im Wirbeltierembryo, sobald die Gefäße hohl werden, eine pulsierende Bewegung der Herzanlage seinen Anfang nehmen, und zwar verursacht nicht durch die spätere Muskulatur — denn die ist noch nicht zur Entwickelung gekommen — sondern jedenfalls zum Teil durch die primitive Wandung, die später als inneres Epithel wahrscheinlich hier ihre Kontraktilität einbüßt."

Bergh fährt sodann fort:

„Meine Betrachtungen begegnen sich hier mit denjenigen von Bütschli, Ludwig u. a., welche die Hohlräume des Blutgefäßsystems als Ueberreste einer primitiven Leibeshöhle (nämlich der Furchungshöhle oder des primären Schizocöls) ansehen. Auch ich halte eine solche Ableitung aus einem primären Lakunensystem für richtig, wenngleich in der Ontogenese hie und da diese Bildungsweise verschleiert [1]) ist. Jedenfalls ist es hervorzuheben, daß die Hohlräume der Gefäße entwickelungsgeschichtlich nirgendwo von der sekundären Leibeshöhle (die nach meiner Meinung ein Gonocöl ist) sich herleiten, während solche Beziehungen zu den Schizocölräumen häufig bestehen, und könnte vielleicht in dieser Hinsicht die Tatsache verwertet werden, daß bei Tieren, bei denen die sekundäre Leibeshöhle oder das Gonocöl reduziert ist, und das Schizocöl große Ausdehnug erlangt hat, das Gefäßsystem meistens ein ‚offenes', d. h. mit den Schizocölräumen kommunizierendes ist (Mollusken, Arthropoden), während in den Fällen, in denen das Schizocöl reduziert und die sekundäre Leibeshöhle zu stärkerer Entwickelung gelangt ist (Vertebraten, Anneliden), das Blutgefäßsystem ein geschlossenes ist. — Doch solches mag ein vergleichender Anatom vielleicht weiter ausführen."

Diese Einladung ist zwar gewiß nicht an meine Adresse gerichtet, doch wird mich das nicht hindern, in der Tat die hier gestreiften Fragen auch zu behandeln.

Bergh bespricht sodann die kapitale Endothelfrage. Wenn der Wirbeltier-Histologe das Endothel als einen „eisernen Bestandteil" des Gefäßsystems zu betrachten gewohnt ist, so muß er auf diese Vorstellung bei den Wirbellosen gänzlich verzichten. Denn:

1) Sollte hier die Natur sich vielleicht auf einem beginnenden Abwege zur „Fälschung" von ihr selbst ausgestellter Urkunden befinden? Denn von der Verschleierung der Wahrheit bis zu ihrer Entstellung ist nur ein kleiner Schritt!

„**Bei allen hierauf genauer untersuchten Hauptgruppen fehlt in den zentralen Gefäßen (Rücken- und Bauchgefäß der Anneliden; Herz, größere Arterien und Venen der Mollusken; Rückengefäß der Insekten, Herz der Crustaceen) jede Spur eines ‚Endothels'**, und ist die ‚Intima' in der Mehrzahl dieser Gefäße eine homogene Membran, welche entweder als Sarkolemma der die Hauptmasse der kontraktilen Gefäße ausmachenden Muskelfasern erscheint oder eine homogene Bindegewebsmembran ist, welcher außen Bindegewebszellen, aber kein Endothel aufliegt."

Nur in den kleinen und kleinsten Gefäßen kommt ein Endothel vor.

Diese Verhältnisse sucht Bergh durch folgende Annahme zu erklären:

„Es bildeten sich in der primitiven Leibeshöhle Kanäle aus, in denen durch Kontraktilität die Blutflüssigkeit herumgetrieben wurde. Bei fortschreitender Entwickelung konzentrierte sich die Kontraktilität auf bestimmte Abschnitte des Röhrensystems, während die übrigen Teile die Kontraktilität einbüßten. Dafür bildete sich aber die Wandung der nicht kontraktilen (kleinen, dünnwandigen) Gefäße in ein neues Gewebe, ein Epithel oder ‚Endothel' aus und fand also die Entstehung dieses Gewebes in den Teilen statt, in denen der lebhafteste Austausch von Stoffen zwischen Blut und Geweben stattfindet." — „Somit habe sich nach meiner Hypothese die Ausbildung des inneren Epithels oder des ‚Endothels' zunächst in dem peripheren Teil des Gefäßsystems vollzogen und sei erst von da ab in zentripetaler Richtung weiter vorgedrungen. Ob aber die Schicht selbst von der Peripherie nach den zentralen Teilen vorgewachsen sei, oder ob die Ausbildung hier in loco vorgegangen sei", läßt Bergh unentschieden.

Meine eigene Hämocöltheorie will ich zunächst in Form von Thesen über das Hämocöl der Anneliden vortragen und sodann das aus der Literatur über diese Tiergruppe gesammelte Beobachtungsmaterial pro und contra in extenso vorführen.

Thesen über den phylogenetischen Ursprung und die morphologische Bedeutung der Hauptteile des Blutgefäßsystems der Anneliden.

1.

Die metamer und paarig angeordneten **Sackgonaden** der Annelidenvorfahren erhielten, bevor sie zum typischen **Gonocöl** wurden, die erweiterte Bedeutung von **Geschlechtszellen-Behältern; ihre Epithelwand wurde**, vielleicht anfangs bloß

zum Zwecke der Entleerung der Geschlechtsprodukte durch die Gonodukte, kontraktil. (Taf. I, Fig. 1, 2.)

2.

In dem Maße, als sich die Sackgonaden zu Gonocölsäcken erweiterten, trat das primäre Trophocöl zurück, d. h. die metameren, zwischen die Gonocölsäcke eingekeilten Darmdivertikel des Gastrocöls verkürzten sich und schwanden, an ihrer Stelle einen Raum zurücklassend, der sich mit aus dem Darm diffundierender ernährender Flüssigkeit füllte. Dieser Raum war der erste Anfang des Blutgefäßsystems. (Taf. I, Fig. 2, karminrot.)

3.

Das Blutgefäßsystem bestand also in seinen ersten Anfängen a) aus dem Darmsinus, einem mit ernährender Flüssigkeit sich füllenden Spaltraum zwischen der epithelialen Wand des röhrenförmig gewordenen Darmes und der kontraktilen Cölomwand, b) aus ringförmigen Septalsinussen, d. h. Spalträumen zwischen den Wänden der aufeinander folgenden Gonocölsäcke. (Taf. I, Fig. 2, 3.) Dazu kamen noch hinzu c) Mesenterialsinusse, d. h. Verlängerungen des Darmsinus in sagittaler Richtung zwischen die Gonocölsäcke der rechten und der linken Seite.

4.

Die weitere topographische Entwickelung des Gefäßsystems war beim ersten Auftreten desselben gleichsam vorgezeichnet. (E. Meyer.)

5.

Das Blutgefäßsystem ist ein Schizocöl im Sinne Huxleys, das zuerst durch Auseinanderweichen der anfänglich nahe aneinander liegenden Epithelwände des Gastrocöls und des Gonocöls auftrat. Es ist möglich, daß sich hierzu noch andere periphere Schizocölräume in vom Darm und vom Gonocöl entfernten Geweben des Körpers hinzugesellten. Bei den Anneliden spielen sie jedenfalls keine große Rolle.

6.

Für die Annahme, daß das Blutgefäßsystem phylogenetisch ein Ueberrest des Blastocöls sei, liegen weder vergleichend-anatomische noch hinreichende vergleichend-ontogenetische Gründe vor.

7.

Ob und in welcher, jedenfalls sehr geringen, Ausdehnung sich zwischen den aufeinander folgenden und zwischen den beidseitigen Gonocölsäcken und ferner zwischen diesen und dem Epithelrohr des Darmes Muskulatur und Bindegewebe der parenchymatösen Vorfahren (also primäres Mesenchym) erhielt, ist zur Zeit wegen der Diskrepanz der ontogenetischen Befunde nicht zu entscheiden.

8.

Die Bildung der pericölomatischen und periintestinalen Hämocölspalten wurde wahrscheinlich auch durch die zunehmende Kontraktilität der Gonocölwände mit bedingt und gefördert.

9.

Die Kontraktionen der Gonocölwände, welche von Anfang an eine zunächst schaukelnde, fluktuierende Bewegung der Hämolymphe hervorrufen mußten, konnten sich immer mehr und immer spezieller in den Dienst dieser Blutbewegung stellen.

10.

Die äußere Wand der Gonocölsäcke blieb ab origine mit der Körperwand verwachsen. Durch zunehmende Verwachsung der Wandungen der aufeinander folgenden Cölomsäcke, der gegenüberliegenden Cölomsäcke der rechten und linken Seite (Bildung der Septen und Mesenterien), ferner durch Verwachsung der medialen Wand der Gonocölsäcke mit dem Epithelrohr des Darmes wurde die Flut der ernährenden Hämolymphe, welche die ganzen medialen Oberflächen der Gonocölsäcke und die ganze äußere Oberfläche des Epithelrohrs des Darmes bespülte, eingedämmt, in bestimmte Bahnen gelenkt, kanalisiert. Diese Kanäle sind die Blutgefäße. (Taf. I, Fig. 4; Taf. II, Fig. 5, 6, 7.)

11.

Das erste Gefäß, das sich wahrscheinlich vom Darmblutsinus sonderte und selbständig wurde, war das im ventralen Mesenterium verlaufende Bauchgefäß. Mit dessen Sonderung wurde das Zurückströmen des im Darmblutsinus nach vorn getriebenen Blutes und damit zum ersten Male eine Zirkulation ermöglicht.

12.

Die echten Blutgefäße haben ab origine keine anderen Wandungen als 1) die Gonocölwandung und eventuell 2) die Epithelwand des Darmes.

13.

Die von der Gonocölwandung oder der Darmwandung entlehnten Epithelien, welche die Blutgefäße begrenzen, kehren also der Blutgefäßlichtung ihre Basis zu.

14.

Die histologische Differenzierung der Cölomwand erfolgte, soweit nur die Kontraktilität derselben in Betracht kommt, wahrscheinlich in folgenden Hauptetappen:

a) Anfänglich waren die somatischen Cölothelzellen in großer Ausdehnung selbst kontraktil, ähnlich wie dies bei den Endothelzellen des embryonalen Herzens und der Hauptgefäße bei Wirbeltieren der Fall ist.

b) Dann differenzierten sich die kontraktilen Muskelzellen zu Epithelmuskelzellen, deren kontraktile Fibrillen wahrscheinlich ursprünglich, wie das bei den Muskelfasern in der Wand von Blasen so häufig der Fall ist, nach den verschiedensten Richtungen angeordnet waren. Bei einseitiger Differenzierung der kontraktilen Substanz, wie sie in einem Muskelepithel meist stattzufinden pflegt, wurden die Muskelfibrillen selbstverständlich an der Basis des Epithels gebildet.

c) Es trat dann vielfach der Vorgang der Delamination ein. Die anfänglich einschichtige Cölothelwand spaltete oder differenzierte sich in 2 Lamellen: 1) die innere, das sogenannte Endothel der Leibeshöhle mit seinen verschiedenartigen Bestandteilen, und 2) die äußere, das Muskelepithel oder die Muskelschicht. Im Muskelepithel verharrten die kontraktilen Fibrillen selbstverständlich an der Basis. Vergl. zu dieser These die Fig. 2 und 3 auf Taf. II und Figg. 8—17, Taf. II.

15.

Da die Cölomwand da, wo nicht auch das Darmepithel beteiligt ist, ausschließlich die Wand der Blutgefäße bildet, deren Lichtung sie ihre Basis zukehrt, so wäre zu erwarten, daß sich speziell an der Wand der Blutgefäße die nämlichen Etappen wiederholen, wie überhaupt an der gesamten Cölomwand. Wir hätten dann

1) Gefäße mit einfacher, nicht kontraktiler Cölothelwand, die Basal- oder Grenzmembran des Epithels dem Lumen zugekehrt;

2) Gefäße mit kontraktiler Cölothelwand, wobei die Epithelzellen selbst kontraktil sind;

3) Gefäße mit zweischichtiger Cölothelwand in folgender Schichtenfolge: a) außen das Endothel der Leibeshöhle und b) innen die Muskelschicht oder das Muskelepithel mit der der Gefäßlichtung zugekehrten Basalmembran. Bei einseitiger Differenzierung der kontraktilen Substanz entwickelte sie sich selbstverständlich an der der Lichtung der Gefäße zugekehrten Basis der Zellen, d. h. unmittelbar außerhalb der Basalmembran. Tatsächlich zeigt die Wand der verschiedenen Gefäße der Annelida diese drei Hauptformen ihrer histologischen Differenzierung. Vergl. zu dieser These die Figg. 8—17 auf Taf. II.

16.

Unsere Hämocöltheorie hat somit für ein eigenes und echtes, der Gefäßmuscularis innen anliegendes Gefäßepithel (Endothel) keinen rechten Platz. Wenn endothelartige Bildungen vorkommen, so handelt es sich um ein meist diskontinuierliches Pseudoepithel, dessen Ursprung noch ganz dunkel ist. Vielleicht stellt es als primäres Mesenchym einen Rest des ursprünglichen parenchymatösen Füllgewebes dar, vielleicht ist es sekundäres Mesenchym.

17.

Die Bildung der kontraktilen Gefäßwände ist nur ein spezieller Fall der allgemeinen exotropischen Entfremdung der gesamten Muskelschicht der Gonocölsäcke, welche zum großen Teil durch die in These 10 erwähnten Verwachsungen hervorgerufen wurde, die den Gonocölsäcken den Stempel der sekundären Leibeshöhle aufdrückten.

18.

Die äußere, parietale Muskelschicht der Cölomsäcke wurde, indem die Hautmuskulatur der parenchymatösen Stammform immer mehr zurücktrat, zur Körpermuskulatur der Anneliden, mindestens zur Längsmuskulatur. (Taf. I, Fig. 3 u. 4; Taf. II, Fig. 5.)

19.

Die innere viscerale Muskelschicht der Cölomsäcke wurde, indem sie mit der Epithelwand des Darmes verwuchs, wobei vom ursprünglich trennenden Darmsinus das Darmgefäßnetz erhalten blieb, zur Muskulatur des Darmes. (Taf. I, Fig. 3 u. 4; Taf. II, Fig. 5, 6 u. 7.)

20.

Daß die Darmmuscularis ursprünglich dem Darmepithelrohr fremd ist, erhält eine interessante Illustration durch die vielfach beobachtete Tatsache, daß ihre Kontraktionswelle bei den mit einem Darmblutsinus ausgestatteten Polychäten antiperistaltisch verläuft. Sie dient hier nur als propulsatorischer Apparat des vom Darmsinus in das Rückengefäß strömenden Blutes.

21.

Die antiperistaltische Bewegung der Muskelwand des Darmblutsinus (der visceralen Muskelschicht der Gonocölsäcke), die sich in die von hinten nach vorn verlaufende Kontraktionswelle des Rückengefäßes fortpflanzt, welches selbst nur eine vordere mediodorsale Fortsetzung des Blutsinus ist, hatte vielleicht ursprünglich den Sinn, die im resorbierenden hinteren Abschnitt des Darmes gewonnene ernährende Flüssigkeit auch dem vorderen Körperteile zu gute kommen zu lassen. Das innere Flimmerkleid des Darmes besorgte allein die analwärts gerichtete Fortbewegung des Darminhaltes.

22.

Die medio-ventrale Muskelwand der Cölomsackpaare erhielt sich bei gewissen Anneliden partiell als Muskulatur des Bauchmarkes.

23.

In den übrigen Bezirken der Gonocölwände, welche durch Verkleben mit benachbarten Cölomwänden die zweiblättrigen Septen und Mesenterien lieferten, wobei die Lichtungen der Blutgefäße ausgespart blieben, reduzierte sich die Muskelschicht beträchtlich mit Ausnahme derjenigen Partien, die sich als innere Muscularis der Cölothelwandungen der kontraktilen Blutgefäße und Herzen erhielten.

24.

Der Theorie nach muß das, als wichtiger Rest des Darmsinus zurückbleibende, Darmgefäßnetz ursprünglich aus einfachen Rinnen zwischen Muscularis und Epithel des Darmes bestanden haben.

25.

Der Theorie gemäß muß das Gefäßnetz der Gonodukte und Nephridien ursprünglich aus einfachen Rinnen zwischen deren Epithelwand und dem Cölothelüberzug bestanden haben.

26.

Indem sich solche Rinnen, welche das Cölothel an seiner äußeren (basalen) Oberfläche durchfurchen, abschnüren, entstehen Cölothelröhren, d. h. Gefäße, die ihre Basalmembran (die Intima) der Gefäßlichtung zukehren. Solche Röhren können sekundär vom übrigen Cölothel auf der dem Cölom zugekehrten Seite überwuchert werden. Vergl. zu dieser These die Figg. 12—15 auf Taf. II.

27.

Die ursprüngliche Form der beiden longitudinalen Hauptgefäßstämme (des Rücken- und des Bauchgefäßes) ist demnach die von nach der Seite der Epithelwand des Darmrohres offenen Rinnen zwischen den zur Bildung des dorsalen resp. ventralen Mesenteriums konvergierenden medialen Cölomwänden.

Das Rückengefäß und das Bauchgefäß sind — gewissermaßen prädestinierte — mediodorsale resp. medioventrale Reste des Darmblutsinus. (Taf. II, Fig. 5, 6, 7, 16.)

28.

Da das Darmepithel sich erfahrungsgemäß bei den Cölomaten nirgends zu einem Muskelepithel differenziert, ergibt sich für die Muscularis, welche die longitudinalen Hauptgefäßstämme innen auskleidet, von selbst folgendes zwiefache Verhalten:

a) Wenn die Gefäßstämme noch gegen die Epithelwand des Darmes zu offene Rinnen zwischen den beiden Lamellen der Mesenterien sind, so ist auch ihre Muskelwand nur eine Rinne, nur ein Trog, dessen Oeffnung eventuell vom Darmepithel verschlossen wird. Die Ringmuskulatur bildet in diesem Falle Halbringe, die (wie die Reifen beim Croquetspiel) ihrer Unterlage, dem Darmepithel, aufgepflanzt sind.

b) Erst dann, wenn diese Gefäßstämme sich gänzlich vom Darm emanzipieren, so daß ihr Lumen vollständig von den beiden Lamellen der Mesenterien umgrenzt wird und sie aus Trögen zu Röhren werden, wird auch die Muscularis zu einer kontinuierlichen, inneren Auskleidung, ihre Ringmuskelfasern zu geschlossenen Ringen. (Taf. II, Fig. 6, 7, 16, 17.)

29.

Die paarige Anlage des Rückengefäßes bei gewissen Oligochäten ist ein mit dem Auftreten von viel Nah-

rungsdotter und Eiweiß in Zusammenhang stehender sekundärer Bildungsmodus. Zur Zeit, wo bei anderen Anneliden die Cölomblasen über dem Darm schon zusammengestoßen sind, aber als Lücke gegen den Darm zu das Lumen des Rückengefäßes (mediodorsaler Abschnitt des Darmblutsinus) offen gelassen haben, sind bei jenen Oligochäten (z. B. Lumbricus) die Mesodermblasen noch weit von der dorsalen Mittellinie entfernt. Wenn trotzdem zur selben Zeit die Anlage des Rückengefäßes als ein Abschnitt des Darmblutsinus auftritt, so kann das nur paarig und am oberen Rande der Splanchnopleura an jenen Bezirken geschehen, welche später über dem Darm zusammenwachsend das dorsale Mesenterium liefern. Es fließen dann die beiden von Splanchnopleura und Darmepithel begrenzten Lumina der Rückengefäßanlagen erst sekundär zu der einheitlichen Lichtung zusammen. (Taf. III, Fig. 18—25.)

30.

Die prädestinierten Stellen für die Hauptgefäßschlingen sind die intersegmentalen Septen. (Taf. I, Fig. 3 u. 4.)

31.

Die prädestinierten Stellen für die an die Körperwand verlaufenden Gefäße sind die Mesenterien, insonderheit ihre Kreuzungslinien mit den Septen.

32.

Frei im Cölom verlaufende Gefäße entstehen a) durch Schwund der Septen und Mesenterien, wobei sich nur ihr die Gefäßwandungen bildender Teil erhält; b) durch Ausbuchtung der Gefäßwand, d. h. Einbuchtung der betreffenden Cölomwand in die Lichtung des Cöloms und selbständiges Fortwachsen solcher Aus- resp. Einstülpungen. (zu a) Taf. I, Fig. 4.)

33.

Nach der Theorie ist das Vorkommen eines Cilienkleides in einem echten Blutgefäß sozusagen ein Ding der Unmöglichkeit, auch dann, wenn eine Muscularis fehlt; denn die cölotheliale Gefäßwand kehrt dem Lumen des Gefäßes morphologisch ihre Basalfläche, nicht ihre freie Oberfläche, zu.

34.

Periviscerale Hohlräume, die mit einem Cilienkleide ausgestattet wären, stünden daher im dringenden Verdachte, Abteilungen

des Cöloms oder abgeschnürte Ausstülpungen des Entoderms oder Einstülpungen des Ektoderms zu sein.

35.

Die von einem echten Endothel ausgekleideten kontraktilen Ampullen und Seitengefäße der Hirudineen gehören nicht zum Hämocöl, sondern sind Abschnitte des echten Cöloms mit äußerer Muscularis, die im Dienste der eigenen Kontraktilität dieser Organe steht. Die Gnathobdelliden haben überhaupt kein echtes Blutgefäßsystem (Oka).

36.

Zu den endotropischen Bildungen der Cölomwand (Lymphdrüsen, Phagocytärorgane, Lymphkörperchen u. s. w.) gesellen sich analoge exotropische hinzu, die sich vielfach in die Lichtung der Gefäße hinein produzieren.

Solche exotropische Bildungen, gleichsam Cölothelhernien, sind die Herzkörper, die Klappen und verwandte Zellwucherungen; sie entsprechen den endotropischen Phagocytär-, Chloragogen- und Lymphoidorganen der Gonocölwand. (Taf. III, Fig. 26, 27.)

37.

Die Hämocyten sind wahrscheinlich exotropisch sich loslösende Gebilde der cölothelialen Gefäßwände, resp. lokalisierter cytogener Stellen (Klappen etc.), ähnlich wie die Lymphocyten endotropische Abkömmlinge der Cölomwände sind. Die oft weitgehende Uebereinstimmung zwischen Hämocyten und Lymphocyten beruht auf dem gemeinsamen Ursprung aus demselben Mutterboden. Es ist demnach nicht so sehr auffällig, daß bei reduziertem Hämocöl die Cölomwand auch gefärbte Lymphocyten (Erythrocyten) liefern kann.

38.

Zu der Kategorie der exotropischen Bildungen der Cölomwand gehört auch das Botryoidalgewebe der Hirudineen. Es dürfte mit dem Namen „retroperitoneales Chloragogen“ ziemlich zutreffend charakterisiert sein.

39.

Es existieren zur Zeit keine Belege für die Annahme, daß die Hämocyten von primären mesenchymatösen Wanderzellen abstammen.

Die Beobachtungsgrundlagen für eine Hämocöltheorie der Anneliden [1]).

1. Der Darmblutsinus und das Blutgefäßnetz des Darmes.

(Thesen 2, 3, 10, 11, 16, 19, 20, 21, 24, 27; p. 193—198, Taf. I, Fig. 2—4; Taf. II, Fig. 5—7.)

A. Polychaeta
(inkl. Archianneliden und Sternaspiden).

Den Blutsinus resp. das Blutgefäßnetz der Anneliden scheint QUATREFAGES im Jahre 1850 zuerst bei den Amphicorinen entdeckt zu haben. Er schreibt:

„A la surface de l'intestin, dans toutes les parties du corps, on n'aperçoit aucune trace de vaisseaux. Sur le tube digestif, à la face interne de la cavité générale et sur les cloisons interannulaires, le péritoine semble s'être détaché des tissus sous-jacents et n'être maintenu en place que par des trabécules qu'on a beaucoup de peine à distinguer. C'est dans cette espèce de vaste lacune que le sang est librement épanché."

Nach 15 Jahren (1865) kam QUATREFAGES nochmals auf diese Verhältnisse zurück und entwarf folgende Skizze:

„Dans les petites espèces (de Serpuliens), au contraire, et dans les Fabricies surtout, il m'a paru que les vaisseaux intestinaux étaient remplacés par un ensemble de lacunes tellement rapprochées, que par moments une couche de liquide coloré semblait s'interposer entièrement entre le péritoine et la couche hépatique. Une disposition fort analogue ramenait le sang de l'intestin aux parois du corps par l'intermédiaire des cloisons transversales."

Die ersten ausgedehnteren und zugleich eingehenderen Untersuchungen über den Darmblutsinus der Polychäten verdankt die Wissenschaft EDUARD CLAPARÈDE. In seinen 1873, 2 Jahre nach seinem Tode, veröffentlichten, aber schon 1870 redigierten, grundlegenden „Recherches sur la structure des Annélides sédentaires" findet sich folgendes Résumé:

„Aujourd'hui, je puis aller plus loin et déclarer que toute une série de familles d'Annélides sédentaires offrent la particularité d'avoir l'intestin inclus dans une gaîne vasculaire

---

1) Es sei hier nochmals bemerkt, daß ich mir erlaube, für die Theorie wichtige Stellen in den Zitaten durch gesperrten Druck hervorzuheben.

jouant le rôle de vaisseau dorsal. Ces familles sont celles des Serpuliens, des Ammochariens, des Ariciens et des Chétoptériens."

Bei den Sabelliden konnte CLAPARÈDE beobachten, daß

„les ondes de contraction du sinus intestinal chassent le sang d'arrière en avant, comme il est facile de s'en assurer sur le vivant".

Die Feststellung dieser antiperistaltischen Kontraktionswelle ist für die Theorie (siehe These 20) nicht belanglos. Interessant ist auch die Angabe, daß an den Gefäßen des Vorderkörpers, so an den großen Kiemengefäßstämmen, die aus dem Darmsinus entspringen, die Kontraktionswelle alternierend von hinten nach vorn und von vorn nach hinten verlaufen soll.

Was die Topographie des Darmblutsinus anbetrifft, so finden sich bei CLAPARÈDE folgende Angaben.

Bei den Serpuliden liegt er zwischen den beiden Muskelschichten und ist von zahlreichen, zwischen beiden Schichten ausgespannten, kernführenden und häufig anastomosierenden Fäden durchzogen. Diese sind nach CLAPARÈDE ziemlich wahrscheinlich muskulös. Doch macht er für die Kontraktionen des Sinus die äußere Muskelschicht verantwortlich. Bezüglich der Frage, ob der Sinus einfach ein Spaltraum oder von einem Epithelium ausgekleidet sei, sagt er, daß bei Spirographis und Myxicola ein eigentliches Epithelium sicherlich nicht existiere. Doch kommen an der Wandung zerstreut in ziemlich regelmäßiger Anordnung Kerne vor, welche vielleicht als Rudimente einer zelligen Auskleidung gedeutet werden könnten.

Bei Protula infundibulum liegt der Sinus zwischen dem Darmepithel und der Ringmuskelschicht. Ein Sinusepithel hat Autor nicht gesehen.

Bei Owenia liegt der Sinus zwischen zwei sehr dünnen Ringmuskelschichten und ist von Fäden durchsetzt. Es findet sich nichts, was einem Epithel gliche.

Bei den Chätopterinen verhält sich der Sinus ähnlich wie bei Owenia.

Bei Aricia, wo man kaum noch von einer Muskelwand des Darmes sprechen kann, scheint der Sinus direkt das Darmepithel zu bespülen und nach außen bloß vom Peritonealepithel begrenzt zu sein.

Wie man sieht, stehen diese Beobachtungen teils im Widerspruch, teils im Einklang mit der Theorie, nach welcher der

Darmblutsinus zwischen Muscularis und Darmepithel liegen sollte (These 3, 10).

Sehr wichtig sind für die Theorie die von HATSCHEK 1881 über das Blutgefäßsystem von Protodrilus Leuckarti, einer neuen Gattung der Archianneliden, angestellten Beobachtungen:

„Wenn wir uns fragen, woher das Blut in das Rückengefäß strömt, so kommen wir zu dem merkwürdigen Ergebnisse, daß es unregelmäßige Lakunen zwischen Darmfaserblatt und Darmepithel sind, welche das dorsale Gefäß mit Blutflüssigkeit versorgen. Bei eingehender Untersuchung findet man, daß das Darmdrüsenblatt mit dem Darmfaserblatt nicht fest verwachsen ist, ja sogar durch Druck des Deckgläschens innerhalb desselben zur Verschiebung gebracht werden kann. Man kann ferner beobachten, daß regelmäßige und kontinuierliche, von hinten nach vorn verlaufende, also antiperistaltische Kontraktionen des Darmfaserblattes stattfinden. Diese Kontraktionen können wahrscheinlich die vom Flimmerepithel des Darmes bewegte Nahrung nur wenig beeinflussen, sie werden aber die zwischen Darmfaserblatt und Darmdrüsenblatt befindliche Flüssigkeit, die Chylus-Blutflüssigkeit, nach vorn in das dorsale Gefäß, dessen Lumen eine Fortsetzung des Darmfaserblatt-Hohlraumes ist, treiben."

Die Lage der Darmlakunen resp. des Darmblutsinus zwischen Darmdrüsenblatt und Darmfaserblatt steht mit These 3 und 19 in völligem Einklang.

1882 beschreibt EDUARD MEYER im Mitteldarm von Polyophthalmus pictus

„ein feines Netz von Kapillargefäßen, welche denselben seiner ganzen Ausdehnung nach umgeben und sowohl vorn als hinten sich zu großen Sinussen vereinigen; längs der Bauchseite des Mitteldarmes verläuft ferner ein starker Gefäßstamm (Vas subintestinale), der mit den Darmkapillaren kommuniziert und gleich diesen in die Darmwand eingebettet ist."

Diese Kapillaren sind außen begrenzt von der mit flachen Kernen und spärlichen Ring- und Längsmuskelfasern versehenen Membran, welche den Darm gegen das Cölom auskleidet und innen vom Darmepithel. Die Gefäße sollen eigene membranöse Wandungen besitzen. Kerne werden nicht erwähnt und nicht abgebildet. Auf den Abbildungen erscheint die membranöse Wandung einfach als Grenz- resp. Basalmembran. Aus dem vorderen Darmsinus nimmt das Herz seinen Ursprung.

Nach VEJDOVSKY (1882) liegt das Darmgefäßnetz bei Sternaspis (einer Wurmform, die meist mit den Echiuriden

und Sipunculiden zu der besonderen Tiergruppe der Gephyrea vereinigt wird) zwischen Darmepithel und sehr schwach entwickelter Muscularis, auf welche letztere gegen die Leibeshöhle zu das niedrige, dunkelbraun pigmentierte Peritonealepithel folgt.

Ueber das Darmgefäßnetz, resp. den Darmblutsinus von Sternaspis macht Rietsch im nämlichen Jahre folgende Angaben.

Im Pharynx liegt es zwischen der Schicht der Ringmuskelfasern, welche den Falten des bewimperten Darmepithels folgt, und der von dem Peritonealepithel überzogenen Schicht der Längsmuskelfasern, die sich nicht an der Faltenbildung beteiligt.

Die Wand des Oesophagus besteht von innen nach außen aus dem wimpernden Darmepithel, einer bindegewebigen Schicht mit sehr seltenen Längs- und Ringmuskelfasern und dem Peritonealepithel. Zwischen dem letzteren und dem Bindegewebe findet sich „un réseau de sinus sanguins extrêmement riches et formant dans certaines régions une gaîne sanguine presque continue autour de l'oesophage".

Am Magen findet sich wiederum ein reiches Blutgefäßnetz, das überall mit dem Rückengefäß kommuniziert und sich um die wimpernde, ventrale Darmrinne zu einem longitudinalen Sinus erweitert. Auch auf den übrigen Teil des Darmes setzt sich das Gefäßnetz fort.

Die von Rietsch angegebene Lage des Darmblutsinus, resp. Darmgefäßnetzes außerhalb der, resp. mitten in der Muscularis stimmt selbstverständlich nicht mit der Theorie.

Steen beobachtete 1883 die Faltenbildung an dem auf den Muskelmagen folgenden Darmabschnitt — er nennt ihn Enddarm — von Terebellides Stroemii und erkennt ihre Beziehungen zur Vaskularisierung der Darmwand. Er konstatiert auch, daß die größte, nämlich die mediodorsale Einfaltung das Rückengefäß aufnimmt, das erst weiter vorn, beim Uebergang des Muskelmagens in die Speiseröhre sich vom Darme ganz frei macht. Auch Steen beobachtete die antiperistaltische Bewegung am hinteren Teil des Enddarmes.

Dem Referat des Zoolog. Jahresberichtes über die mir im Original nicht zugängliche Arbeit von Haswell (1884) über Serpulaceen entnehme ich, daß bei Eupomatus elegans

der Darm in einem Blutsinus liegt, der sich vorn in der Oesophagealgegend in einen kurzen dorsalen oder Cardialsinus fortsetzt. Das Blut fließt im Darmsinus nach vorn, im Bauchgefäß nach hinten. Auch bei Pomatoceros hat HASWELL den Darmblutsinus und seine vordere Fortsetzung in einen dorsalen Cardialsinus beobachtet.

Im Jahre 1885 machte R. HORST bei Anlaß der Untersuchung des „rätselhaften Organes", d. h. des Herzkörpers, der Chlorämiden wichtige Angaben über den Darmsinus. Er fand bei dem Studium von Querschnitten:

„daß bei den Chlorämiden, gleich wie bei den Serpuliden, Ammochariden u. a. rings um den Magen ein Blutsinus zwischen der Muskelschicht und der Epithelschicht existiert, daß die Muskelwand des Gefäßes einfach eine Fortsetzung der Muskelschicht des Magens ist und daß das betreffende Organ einem wahren Rückengefäß entspricht, wodurch das Blut von dem Darmkanal nach den Kiemen geführt wird. Spätere Untersuchungen lehrten" ihn, „daß dieser Blutsinus sich nicht bloß in der Magenwand befindet, sondern sich beinahe über die ganze Länge des Darmkanals erstreckt."

Für unsere Frage wichtige Untersuchungen veröffentlichte 1885 und sodann 1887 auch AXEL WIRÉN. In der zweiten, deutsch geschriebenen Abhandlung, auf die ich mich beziehe, sind auch die Resultate der ersten resumiert.

Nach WIRÉN können bei den Ampharetidae, Terebellidae, Amphictenidae, Telethusae, Scalibregmidae, Opheliidae und Chloraemidae die Verhältnisse des Blutgefäßsystems von einem gemeinsamen Grundtypus abgeleitet werden:

„Bei allen bestehen die Zirkulationsorgane aus zwei longitudinalen Blutbahnen, welche durch Querschlingen in jedem Segmente verbunden sind. Die untere dieser Bahnen ist das einfache Bauchgefäß, in welchem das Blut nach hinten fließt, die obere (Blutbahn), in welcher das Blut nach vorn getrieben wird, ist in dem hinteren und größeren Teile des Körpers einfach und besteht aus der Lakune der Darmwandung, im vorderen Teile des Körpers ist sie dagegen doppelt und besteht aus dem Herzen und der Lakune des Vorderdarms."

„Modifikationen der Hauptbahnen werden besonders dadurch hervorgerufen, daß von der Lakune des Darmes einzelne Teile mehr oder weniger vollständig abgeschnürt werden können und sogar selbständige Gefäße bilden, wie bei Trophonia, und auch dadurch, daß die Lakune des

Vorderdarmes teilweise oder ganz von geschlossenen Gefäßen ersetzt sein kann, wie bei den Terebelliden und Arenicola."

Gegen COSMOVICI und MAU bestätigt WIRÉN die CLAPARÈDEschen Angaben über das Vorkommen des Darmblutsinus bei den sedentären Anneliden.

WIRÉN beschreibt eine Anzahl interessanter Details über die Darmlakune, aus denen ich später einige herausgreifen werde. Für mich ist hier vom allerersten Interesse, daß nach WIRÉN der Darmblutsinus überall zwischen der aus einer inneren Längsfaser- und einer äußeren Ringfaserschicht bestehenden Muskelwand einerseits und der Epithelwand des Darmes andererseits liegt. Das Blut des Sinus badet direkt die überall scharf ausgeprägte Basalmembran dieses Epithels, das vielfach in Falten gelegt ist. Spärliches Bindegewebe, das sich in der Muskelschicht findet, kann sich gelegentlich in, die große Lakune durchsetzende, Fasern fortsetzen. Mehrere schöne Abbildungen zeigen deutlich, wie sich der Blutsinus immer zwischen Muscularis und Darmepithel befindet.

Folgende Stelle darf ich bei dieser Gelegenheit nicht vergessen zu zitieren:

„Die fast immer stattfindenden peristaltischen Bewegungen der Ringmuskulatur schreiten bekanntlich von hinten nach vorn fort. Sie haben also eine andere Aufgabe als die, Nährstoffe zu bewegen",

und stehen (gegen EHLERS) auch nicht im Dienste der Darmrespiration.

„Der hauptsächliche und wahrscheinlich der einzige Zweck der peristaltischen Bewegungen ist, wenigstens bei denjenigen Anneliden, welche in der Darmwandung eine große, mit Blut ausgefüllte Lakune besitzen — und dies scheint wenigstens bei allen sedentären der Fall zu sein — das Blut der Darmwandung vorwärts zu treiben."

Die epitheliale Darmwand selbst ist nicht kontraktil.

1887 beschreibt JOURDAN das Blutlakunennetz in der Darmwand von Siphonostoma diplochaetos, das sich an einzelnen Stellen, besonders an dem dem Enddarm vorangehenden Abschnitt, den JOURDAN Duodenum nennt, zu einem förmlichen Blutsinus erweitert. Diese Gefäßschicht liegt zwischen der Basalmembran des Darmepithels innen und der die Innenseite des Peritonealepithels auskleidenden bindegewebigen Lamelle, in der feine Muskelfasern nach verschiedenen Richtungen verlaufen, außen.

Im Jahre 1887 entdeckte EISIG auch bei einer Capitelliden-

gattung, nämlich Mastobranchus, einen Darmsinus. Er erstreckt sich auf die hinteren Partien der Mitte des Abdomens und

„kommt durch eine scharfe Trennung der Muscularis zu stande derart, daß die eine Wand aus dem Peritoneum und der Darmringmuskulatur und die andere Wand aus der Längsmuskulatur nebst der Darmschleimhaut gebildet wird."

Die Bedeutung dieser Entdeckung konnte einem so gewiegten Annelidenkenner, wie Eisig, unmöglich entgehen. Er faßte denn auch in der Tat den Darmsinus als das Rudiment eines Blutgefäßsystems auf und hielt den Mangel der Blutgefäße, den die Capitelliden mit nur wenigen anderen Anneliden, nämlich den Glyceriden und gewissen Terebelliden (Polycirriden), teilen, für eine sekundäre Erscheinung.

Der Befund, daß der Sinus bei Mastobranchus zwischen der Längs- und Ringfaserschicht der Muscularis liegt — ein Irrtum ist bei einem so sorgfältigen Forscher wie Eisig ausgeschlossen, man braucht auch bloß die Abbildungen, besonders Fig. 11 auf Tafel 26, zu betrachten — spricht gegen meine Theorie. Ich halte es für mißlich, der Theorie zulieb die Annahme zu machen, daß es sich bei Mastobranchus bei der dem Darmepithel angeschmiegten Längsmuskelschicht um eine dem primären Mesenchym angehörige Muskellage handle, die der Gonocölwand ursprünglich fremd war. Nein, ich hege die Hoffnung, daß es sich hier um eine Annahme handelt, welche die Regel bestätigt. Ich glaube in der Tat, daß der Spaltraum bei Mastobranchus gar kein wahrer Darmblutsinus ist, sondern eine Bildung sui generis, eine Spalte, vielleicht entstanden durch den Antagonismus von Längs- und Ringfaserschicht. Die Frage wäre rasch entschieden, wenn wenigstens noch ein Rest eines Rückengefäßes vorhanden wäre, indem dieses dann aus dem Darmblutsinus, wenn er wirklich ein solcher ist, entspringen müßte. Aber es fehlt ein solches Gefäß auch bei Mastobranchus. Für die Frage resp. ihre Entscheidung in meinem Sinne, ist gewiß nicht unwichtig, was Eisig selbst über den Inhalt jenes Spaltraumes sagt:

„Im Hinblick darauf, daß in vielen mit Blutgefäßen ausgerüsteten Anneliden ein blutführender Darmsinus vorhanden zu sein pflegt, ist es nicht unwichtig zu konstatieren, daß der Darmsinusinhalt dieser Capitellidengattung, sei er gefärbt oder ungefärbt, nicht aus Blut besteht; der Blutfarbstoff ist nämlich bei allen Capitelliden ausschließlich an die so charakteristischen, in ihrem Vorkommen auf die Cölomräume beschränkten Blutscheiben gebunden."

In seinen Studien über den Körperbau der Anneliden (1887 bis 1888) beschreibt Ed. Meyer den Darmsinus der Cirratuliden, speziell den von Chaetozone setosa, der von den früheren Forschern, auch von Claparède, vollständig übersehen worden war. Leider gibt Ed. Meyer weder bei Chaetozone, noch später, wenn er den Darmsinus der Serpulaceen und Hermellen beschreibt, eine genaue Auskunft über seine Lage in der Darmwand. Auch die Abbildungen sind nicht detailliert genug. Doch scheint mir aus seiner Darstellung hervorzugehen, daß die Darmmuskulatur (ob die ganze?) den Sinus außen umgibt. Zu der Peritonealwand tritt nach ihm an den selbständig pulsierenden Blutgefäßen, dem Rückengefäß, dem Darmsinus etc. noch eine innere muskulöse Auskleidung, vorwiegend aus Zirkelfasern bestehend, hinzu. Daß hier unter innerer muskulöser Auskleidung des Darmsinus nicht eine dem Darm anliegende gemeint ist, erscheint selbstverständlich, es handelt sich um eine mit Bezug auf das Lumen des Rückengefäßes innere, die dann da, wo letzteres sich zum Darmsinus erweitert, fortfährt, die innere Schicht der äußeren, peritonealen Wandung des letzteren zu bilden.

In der 1890 erschienenen Abhandlung von Florence Buchanan über Hekaterobranchus (ein Spionide) findet sich folgende, uns hier interessierende Bemerkung. Das Bauchgefäß

„passes in the anal segment into a sinus surrounding the intestine and lying just outside the epithelium, probably between it and the circular muscular layer; or it may be that the sinus lying between the intestinal and the coelomic epithelium of the alimentary canal has some contractile power of its own, as it has in other sedentary annelids, e. g. Spirographis, where, however, muscular fibres are present as well."

1894 entdeckte Schäppi den Darmsinus von Ophelia. Zusammenfassend sagt dieser Autor, daß

„das Blutgefäßsystem von Ophelia im abdominalen Körperabschnitte repräsentiert wird durch einen dem Rückengefäße homologen Darmsinus und ein Bauchgefäß, im thorakalen Körperabschnitt aber durch ein Rückengefäß und einen dem Bauchgefäß homologen Darmsinus."

In der Abdominalregion stülpt der voluminöse Blutsinus ventralwärts die Darmwand in weitem Umfange dermaßen ein, daß das Darmlumen auf dem Querschnitte eine hufeisenförmige Figur repräsentiert. Ueber die Lage des Sinus in der Darmwand teilt Schäppi folgendes mit. Während ihn Claparède im allgemeinen

zwischen die beiden Muskelblätter des Darmes eingeschaltet sein läßt, so findet er (SCHÄPPI):

„zwar eine der äußeren Sinuswand eingelagerte Schicht von zirkulären Muskelfasern, indessen ist es ihm nie gelungen, eine dem Darmepithel aufsitzende Längs- oder Ringmuskulatur zu beobachten.“

Im Sinus, da, wo er seicht und die in ihm liegende Epithelwand des Darmes gefaltet ist, d. h. im Thorakal- und im Beginne des Abdominalsinus, findet er ein ziemlich zusammenhängendes Netzwerk von Zellen, das ihn an das von CLAPARÈDE im Sinus der Serpuliden gefundene Bindegewebe erinnert.

Ich will hier auch die Arbeit von BENHAM über das Blut von Magelona (1896—1897) erwähnen, in welcher von der riesigen Erweiterung des Bauchgefäßes im Thorax dieser Form die Rede ist, die so weit geht, daß das Cölom fast ganz verdrängt und eingeengt wird. Dieser Befund spielt eine Hauptrolle in LANKESTERS Theorie der Ableitung des Arthropodenherzens. Die Abbildung, ein Querschnitt in der Gegend des Thorax, zeigt, daß das mächtig erweiterte Bauchgefäß den ganzen Darm einschließt, über dem Darm aber nur eng ist. Das legt doch gewiß die Annahme sehr nahe, daß es sich hier nicht nur um das Bauchgefäß, sondern um einen großen Blutsinus inklusive Bauchgefäß handelt. Ueber die Struktur der Wandung erfahren wir nichts Näheres; in der Abbildung ist letztere sowohl nach außen, als gegen den Darm zu durch eine einfache Begrenzungslinie dargestellt, in der in großen Abständen Kerne durch schwarze Punkte angedeutet sind.

In seiner Arbeit über die Ampharetinen beschreibt PIERRE FAUVEL (1897) die Schichtenfolge in der den Blutsinus enthaltenden Wand des Magens. Diese Wand besteht im wesentlichen aus 2 Schichten: 1) einem Drüsenepithel und 2) einer Ringmuskelschicht. Die letztere ist außen vom Endothel überzogen. Der Blutsinus trennt die beiden Schichten, die miteinander nur durch „de rares et minces tractus conjonctifs“ verbunden sind. In der „région intestinale“ kommt zu der Schicht von Ringmuskelfasern noch eine solche von Längsfasern hinzu, die mit den ersteren ein ziemlich weitmaschiges Netzwerk bilden. Auch FAUVEL konstatiert, daß im Blutsinus „le sang, chassé en avant par les contractions péristaltiques du tube digestif, progresse par ondées“.

WILLEM bestätigt (1899) bezüglich des Darmblutsinus von Arenicola lediglich die Darstellung von WIRÉN. Das Fett, das

in den Chloragogenzellen vorkommt, welche die blind geschlossenen Anhänge der Blutgefäße bekleiden, stammt nach Willem aus dem Darmblutsinus. Nur durch diesen Darmblutsinus gelangt überhaupt die im Darme verdaute Nahrung in den allgemeinen Kreislauf.

Gamble und Ashworth vertreten (1900) für die Arenicolidae die Ansicht, daß der Darmsinus erst sekundär zu stande komme, indem anfangs nur ein Gefäßplexus vorhanden sei, der sich dann sukzessive erweitere. „Presumably during this sinus formation the endothelial linings of the previously distinct capillaries unite and fuse." Keine näheren histologischen Détails.

1901 bespricht Ashworth den Darmblutsinus von Scalibregma, ohne über die histologische Natur der ihn außen und innen begrenzenden Gewebe Näheres mitzuteilen.

B. Oligochaeta.

In seiner Abhandlung über Phreoryctes Menkeanus gibt Leydig (1865) eine Beschreibung und Abbildungen des Darmgefäßnetzes. Die Lage in der Darmwand wird durch folgende Schichtenfolge charakterisiert: 1) Darmepithel, 2) Tunica propria mit Blutgefäßnetz, 3) Ringmuskelschicht, 4) Längsmuskelschicht, 5) Leberzellen- (= Chloragogenzellen-)schicht.

Ueber die Gefäßschicht des Darmes von Lumbricus sagt Claparède (1869), daß sie unmittelbar auf das Darmepithel folgt. Er hält auch die Ansicht von Leydig für durchaus richtig, daß bei allen gefäßführenden Anneliden die Gefäßschicht des Darmes dieselbe Lage zwischen Epithel und Muscularis einnimmt.

Zum ersten Male entdeckte 1879 Vejdovsky bei den Oligochäten einen typischen Darmblutsinus, und zwar bei den Enchyträiden.

Nach Vejdovsky liegt dieser Sinus zwischen den beiden Muskelschichten des Darmes. Auf das Darmepithel folgt nach ihm

> „eine sehr dünne Schicht von Längsmuskeln, die an manchen Schnitten kaum zum Vorschein kommt."

Verf. verweist dabei auf Fig. 5, Taf. XI. Aber auf dieser Figur ist von einer solchen Schicht auch nicht die Spur zu sehen! Eine dem Darmepithel anliegende Längsmuskelschicht ist überhaupt auf keiner einzigen Abbildung dargestellt. Dann fährt Verf. fort:

„In den vorderen Segmenten folgt dieser Muskelschicht der Speiseröhre — und bei manchen Arten, wo sich der Blutsinus nur auf die mittleren und hinteren Segmente beschränkt — wenigstens des Magendarmes vor den Gürtelsegmenten, direkt das äußere Epithel mit Pigmentdrüsen. In den Segmenten, vor welchen das Rückengefäß seinen Anfang nimmt, ergießt sich zwischen der Längs- und Quermuskelschicht des Magendarmes ein mächtiger Blutsinus, welcher das eigentliche Rückengefäß der hinteren Körpersegmente darstellt."

Ich bin genötigt, auch hierzu eine Bemerkung zu machen. Auf der vorher zitierten Fig. 5, Taf. XI, Querschnitt durch den Darm aus der hinteren Körperregion von Enchytraeus leptodera Vejd., ist der dargestellte Schichtenaufbau von innen nach außen folgender: 1) bewimpertes Darmepithel, 2) Blutsinus, 3) Ringmuskulatur, 4) Cölothel. Dieselbe Schichtenfolge zeigen andere Abbildungen. Fig. 6, Taf. V hingegen, auf welche ebenfalls verwiesen wird, zeigt (Segment XVIII und XIX) folgende Schichtenfolge: 1) bewimpertes Darmepithel, 2) Ringmuskulatur, 3) Blutsinus, 4) Längsmuskellage(??), 5) Cölothel (Chloragogenzellenschicht). Diese Figur bezieht sich auf Enchytraeus humicultor Vejd.

Es existiert also ein Widerspruch einerseits zwischen verschiedenen Abbildungen und andererseits zwischen den Abbildungen und dem Text. So sehr es mir nun widerstrebt, Zweifel an der korrekten Darstellung eines so gewiegten Beobachters zu äußern, so bin ich in diesem Falle doch dazu genötigt, um so mehr, als Vejdovsky später (1884) eine andere Schichtenfolge als für alle Oligochäten gültig erklärt, und zwar eine solche, die mit der Theorie auf das beste stimmt.

Vejdovsky beschreibt auch die antiperistaltischen Bewegungen der Darm- (und zugleich Blutsinus-) muskulatur im Bereiche des Blutsinus, welche Bewegungen sich vorn, wo das Rückengefäß aus dem Sinus entspringt, auf dieses fortpflanzen.

1883 stellt Timm das Darmgefäßnetz von Phreoryctes Menkeanus dar. Es „bildet ein Netz von Anastomosen, in deren Einschnürungen die Längs- und über diesen (d. h. sie umschließend) die Ringmuskelfasern liegen". Beide Lagen sind außerordentlich fein. Es liegt das Gefäßnetz „zwischen Darmepithel und Muskulatur" und ist eigentlich nichts weiter als ein von zwei bindegewebigen Membranen begrenzter Sinus. Auch bei Nais findet Timm das nämliche Darmgefäßnetz.

In seiner Monographie der Oligochäten (1884) gibt Vej-

DOVSKY folgende Uebersicht über die Lage des Darmsinus oder des diesem homologen Gefäßnetzes in der Magendarmwand. Es

„wiederholt sich bei allen Oligochäten eine und dieselbe Schichtenfolge, nämlich 1) das innere Wimperepithel, 2) die Gefäßschicht, 3) die Quer- und Längsmuskelschicht und 4) das zu Chloragogendrüsen modifizierte Peritonealepithel."

Speziell über die Gefäßschicht sagt VEJDOVSKY, nachdem er konstatiert hat, daß schon LEYDIG und CLAPARÈDE sie in der oben angegebenen Lage aufgefunden, folgendes:

„In den meisten Fällen sind es zierlich und für manche Familien sehr charakteristisch verteilte Darmgefäße, die sich zu wiederholten Malen verästeln können und dadurch ein Darmgefäßnetz hervorrufen. Nur bei den Enchyträiden und einigen Naidomorphen löst sich das Rückengefäß in den Darmwandungen zu einem Blutsinus auf."

In seiner Dissertation (1886) bestätigt MICHAELSEN die VEJDOVSKYsche Entdeckung des Darmblutsinus bei den Enchyträiden. Dieser entsteht durch ein Auseinanderweichen des Darmepithels und der Darmmuskelschichten und wird, wie es scheint, von einem zarten, wasserhellen Häutchen ausgekleidet. Er besteht aus vielen, hart nebeneinander verlaufenden Kanälen, die jedoch alle miteinander in Kommunikation stehen. Die Schichtenfolge ist von innen nach außen: 1) bewimpertes Darmepithel, 2) Blutsinus, 3) Ringmuskellage, 4) Längsmuskellage, 5) Chloragogen-Cölothel. Die Abbildung Fig. 6, Taf. II, ist sehr instruktiv. Verf. macht auf die starke Faltenbildung des Darmepithels in einem gewissen Bereiche des Blutsinus aufmerksam, der sich überall bis in den Grund der Einfaltungen fortsetzt; er bespricht ein besonderes, im Darmepithel gelagertes und mit dem Darmlumen kommunizierendes Chylusgefäßsystem und resumiert die funktionelle Bedeutung des ganzen Darmabschnittes in folgender Weise:

„Die wellenförmig von hinten nach vorne fortschreitenden Kontraktionen treiben die aus den Nahrungsstoffen bereitete Nährflüssigkeit aus den hinteren Darmpartien nach vorne, während die festen, unverdaulichen Stoffe durch die Flimmerbewegung der Darmepithelwimpern nach hinten geschoben und schließlich durch den After aus dem Darm entfernt werden. Die Nahrungsflüssigkeit tritt dann in die Chylusgefäße ein und diffundiert von ihnen in die Darmblutsinuskanäle über."

In einer besonderen Abhandlung über Chylusgefäßsysteme bei Enchyträiden beschreibt MICHAELSEN (1886) die Lage des

Darmblutsinus, der übrigens nach ihm eher ein dichtes Netz von Blutkanälen mit zartem, strukturlosem Häutchen als Wand ist.

„Untersucht man an Quer- und Längsschnitten den Magendarm eines Enchyträiden, so findet man konstant folgende Schichtenfolge: zu innerst ein Flimmerepithel, von dort nach außen zu Ringmuskelschicht, Längsmuskelschicht und Peritoneum mit Chloragogenzellen. Zwischen Epithel und Ringmuskelschicht erkennt man dann noch einen Blutsinus (ebenso wie bei den Chlorämiden, Serpuliden, Ammochariden und anderen Anneliden)."

In vollständiger Uebereinstimmung mit Leydig, Claparède und Vejdovsky steht die Beschreibung, die Vogt und Yung (1888) vom Darmgefäßnetz des Regenwurmes (Lumbricus agricola Hoffm.) geben: L'épithélium intestinal est recouvert

„extérieurement par la couche vasculaire (Gefäßschicht de Leydig), constituée par de nombreux vaisseaux annulaires qui courent serrés les uns contre les autres dans une direction exactement parallèle, et sont réunis entre eux par des ramuscules plus fins. En dehors de cette couche se trouve celle des muscles circulaires, dont l'épaisseur varie selon les points que l'on examine et à laquelle fait suite la couche toujours plus mince des muscles longitudinaux."

In der beigegebenen, sehr deutlichen Abbildung sieht man die Darmgefäße als Rinnen in der Ringmuskelschicht, deren Lichtung nach innen direkt von der basalen Grenzlinie des Darmepithels begrenzt ist.

1888 findet W. Voigt einen typischen Darmsinus zwischen Muskelschicht und Epithel des ganzen Darmes von Branchiobdella varians. „In der dorsalen sowie in der ventralen Mittellinie des Darmes erweitert sich dieser im übrigen enge Sinus zu einem deutlichen Gefäßstamm." Der ventrale verliert sich vorn allmählich, der dorsale aber durchbricht am Hinterende des 4. Segmentes die Muskelschicht und die Chloragogenzellenlage, um nun als pulsierendes Gefäß bis zum Anfang des 2. Segmentes frei über dem Darm nach vorn zu verlaufen.

Die Schichtenfolge in der Darmwand ist folgende: 1) wimperndes Darmepithel; 2) kernhaltige Basalmembran, zugleich innere Wand des Blutsinus; 3) Blutsinus, nicht „zierliches Darmgefäßnetz" (gegen Vejdovsky); 4) äußere Membran = der inneren, mit ihr durch einzelne spärlich verteilte Bindegewebsfasern verbunden; 5) Ring- und Längsmuskeln (es

wird nicht angegeben, in welcher Reihenfolge); 6) peritoneale Chloragogenzellenschicht.

Im Jahre 1893 beschäftigte sich RICHARD HESSE in seinen nach manchen Richtungen sehr wertvollen „Beiträgen zur Kenntnis des Baues der Enchyträiden" auch mit dem Darmblutsinus und der Darmmuskulatur. Er sagt von dem ersteren:

„Derselbe ist in einzelne längs verlaufende Kanäle abgeteilt, die miteinander kommunizieren. MICHAELSEN sagt, daß der Blutsinus durch ein Auseinanderweichen der Epithelschicht und der Muskelschicht des Darmes entstehe. Doch fand ich, daß es Zellen sind, welche die Trennung in Kanäle bewirken und den Sinus auskleiden."

Diese Beobachtung hat HESSE zuerst an Stylaria lacustris gemacht, wo er feststellen konnte, daß die Kerne (der wirklichen oder vermeintlichen Wand- oder Endothelzellen),

„welche mit Boraxkarmin sich dunkelrot färben, sich durch diese intensive Färbung, sowie durch ihre Kleinheit von den Kernen des Darmepithels unterscheiden."

Bei Friedericia Ratzelii (Enchyträide) sah HESSE Aehnliches. Ich muß gestehen, daß ich mich bei sorgfältiger Betrachtung der Abbildungen mit dem besten Willen nicht davon habe überzeugen können, daß die fraglichen Kerne, resp. die dazugehörigen Zellen einem Endothel der Darmsinuskanäle angehören. Auf Fig. 32, Längsschnitt durch ein Darmblutgefäß von Friedericia, sieht man allerdings von innen nach außen: 1) bewimpertes Darmepithel, 2) Gefäßendothel, 3) Darmsinuskapillaren, 4) Darmlängsmuskulatur, 5) Chloragogen-Cölothel. Allein ich muß die Frage aufwerfen: ist es wahrscheinlich, daß die Kanäle des Blutsinus wirklich nur auf der dem Darmepithel zugekehrten Seite mit einem Endothel ausgekleidet sind oder handelt es sich hier vielleicht um die vielfach beschriebene Schicht von Ersatzzellen des Darmepithels?

Von der sehr schwach ausgebildeten Darmmuskulatur hat HESSE nur die locker zu einer einzigen Lage angeordneten Längsmuskelfasern gesehen. Die Figuren zeigen dieselben auf das deutlichste auf der Außenseite des Darmblutsinus, resp. des ihn repräsentierenden Kapillarennetzes.

Im selben Jahre fand W. B. BENHAM einen typischen Blutsinus bei mehreren höheren Oligochäten. Er bemerkt zunächst, daß auf Abbildungen von VEJDOVSKY und BEDDARD bei Allolobophora cyanea, Dendrobaena rubida, Criodrilus, Libyodrilus ein Blutsinus dargestellt ist, während im

Text nur von einem Blutgefäßnetz die Rede sei. Dann teilt er mit, daß er selbst den Darmsinus bei Sparganophilus, Criodrilus und Allurus habe nachweisen können. In Fig. 18, Taf. XX, gibt BENHAM eine detaillierte Abbildung eines Schnittstückes durch die Darmwand von Sparganophilus, wo die Schichtenfolge deutlich zu erkennen ist; von innen nach außen: 1) Darmepithel, 2) Darmblutsinus, 3) Ringmuskellage, 4) Längsmuskellage. Das Peritonealepithel ist nicht dargestellt.

Theoretisch von großem Interesse ist die Zusammenstellung über das periphere (Kapillar-)Gefäßsystem der Oligochäten, die sich in BEDDARDS Monographie (1895) findet. BEDDARD unterscheidet das Körper- und das Darmkapillarsystem und begründet diese scheinbar künstliche Unterscheidung damit, daß bei den niedersten Oligochäten, den Aphaneura, Enchytraeidae und Naidomorpha überhaupt nur das Darmgefäßnetz vorkommt. Die folgende Darstellung scheint mir sehr stark durch die vorgefaßte Meinung beeinflußt, daß ein Blutsinus in Wirklichkeit nicht existiere, daß vielmehr wohl überall ein Darmgefäßnetz vorhanden sei.

Die Unparteilichkeit erfordert, daß ich die Hauptsätze zitiere: In the Aphaneura and the Enchytraeidae

„the dorsal vessel loses itself in this plexus; it seems a little doubtful whether in the adults of any of these worms there really exists, as has been described, a blood-holding space surrounding the gut; when the capillaries are gorged whith blood, there would naturally be a tendency te the obliteration of the boundaries of meshes of the network which would of course produce the impression of a continuous sinus."

Sodann bezweifelt BEDDARD auch, man weiß nicht weshalb, die Richtigkeit der verschiedenen Angaben von MICHAELSEN und VEJDOVSKY über den Darmblutsinus der Enchyträiden. Wie sich nun auch die niedersten Oligochäten verhalten mögen, sicher sei so viel, daß bei den Naidomorphen und allen höheren Formen „there is not a plexus (soll wohl heißen „sinus") but a network of capillaries in the intestinal walls". Die Angabe von BENHAM, daß bei der Lumbricidenform Sparganophilus ein Sinus vorkomme, wird von BEDDARD mit den Worten bezweifelt: „I confess to being unwilling to accept this statement."

NUSBAUM bestätigte 1895 die Existenz des Darmblutsinus der Enchyträiden. Gegenüber MICHAELSEN (1888), der an-

gegeben hatte, daß er eine einfache Spalte zwischen Darmepithel und Darmmuskulatur sei, konnte er die Angabe von HESSE (1894) bestätigen, „daß nämlich dieser Sinus mindestens in vielen Fällen keine einfache Spalte ist, sondern daß er ein eigenes sehr deutliches Endothel besitzt“, das er besonders deutlich bei Friedericia Ratzelii EISEN sah.

„Dagegen bei den kleineren Arten, z. B. bei Friedericia oligosetosa n. sp. und anderen, war es schwieriger, die Endothelzellenlage zu konstatieren, und in einigen Fällen war es kaum möglich, dieselbe zu sehen. Ich meine deshalb, daß bei den kleineren Enchyträiden-Arten die Endothellage im Blutsinus einer teilweisen Reduktion unterliegen kann; besonders schwierig ist es in solchen Fällen, das Vorhandensein einer äußeren (der Muskelschicht anliegenden) Endothellage zu konstatieren, während die innere, obwohl mit der Epithelschicht des Darmkanals sehr innig verbunden, leichter nachzuweisen ist.“

Es wird demnach auch von NUSBAUM bestätigt, daß der Sinus zwischen Darmepithel und Darmmuskulatur liegt. Was das Endothel betrifft, so muß ich mich eines Urteils enthalten. Abbildungen fehlen.

In seinen Beschreibungen von „Pacific Coast Oligochaeta“ gibt GUSTAV EISEN (1895, 1896) eine Anzahl großer Abbildungen von Schnitten durch die Darmwand verschiedener höherer Oligochäten, auf denen der Darmblutsinus oder das ihn vertretende Blutlakunensystem deutlich dargestellt ist. Immer liegt der Sinus zwischen Darmepithel und Muscularis. Nirgends zeigt sich eine Spur eines Endothels. Die Reihenfolge der Schichten ist im allgemeinen: 1) Darmepithel, 2) Blutsinus oder Blutlakunen, 3) Ringmuskelschicht, 4) Längsmuskelschicht, 5) Peritonealepithel. Doch finden sich auch Angaben, nach welchen die Ringmuskelschicht außerhalb der Längsmuskelschicht liegen würde. Vielleicht handelt es sich nur um ein Versehen in der Bezeichnung. Wenigstens wird in der Fig. 75, Taf. LI, die Längsmuskelschicht irrtümlich als transversale und die transversale als Längsmuskelschicht bezeichnet. Die Abbildungen betreffen folgende Formen: Phoenicodrilus taste, Pontodrilus Michaelseni, Kerria Mac Donaldi, Acanthodrilus Tamajusi, Benhamia nana, Sparganophilus Smithi, Aleodrilus Keyesi.

1895/1896 bestätigt UDE das von HESSE signalisierte Vorkommen eines Endothels für Henlea leptodera, Pachydrilus pagenstecheri und andere Arten. Er

„fand nämlich auf Längsschnitten, daß das feine Häutchen, welches den Blutsinus umschließt, sowohl an derjenigen Seite, die dem Darmepithel anliegt, wie auch an jener, die an die Muskelschicht anstößt, aus Zellen mit Kernen besteht, deren Längendurchmesser im allgemeinen mit der Längsachse des Blutgefäßes zusammenfällt. Dabei erkannte er weiterhin, daß die Zellen mehr oder weniger weit in das Lumen des Blutsinus hineinragen."

Auch auf Querschnitten hat UDE das Endothel konstatieren können.

„Es ist also unzweifelhaft, daß die Wand des gesamten Blutsinus und seiner Kanäle von einem Endothel gebildet wird."

Leider gibt UDE keine Abbildungen.

Im Jahre 1897, zwei Jahre nach dem Erscheinen der ersten Abhandlung, bildet NUSBAUM einen Teil des dorsalen Abschnittes des Darmsinus und das anliegende Rückengefäß von Fridericia Ratzelii und Mesenchytraeus setosus ab. Die Schichtenfolge ist ganz deutlich von innen nach außen folgende: 1) bewimpertes Darmepithel, 2) Blutsinus, 3) Ringmuskellage, 4) Längsmuskellage, 5) Chloragogen-Cölothel. Bei Friedericia werden vereinzelte, in großen Abständen liegende, flache Zellen und Kerne, die dem Darmepithel außen und an einer Stelle auch der Muscularis innen anliegen, als Endothelzellen aufgefaßt. Auf den Abbildungen von Mesenchytraeus fehlen sie.

1897 beschreibt MICHAELSEN einen sich über den Magendarm und den Oesophagus bis in das 6. Segment erstreckenden Blutsinus bei der Lumbricidenform Tykonus peregrinus und sagt von ihm, „er erfüllt die Zwischenräume zwischen den Muskelschichten und dem Epithel der Darmwand, sowie den weiten Raum der Typhlosolis".

HARRINGTON sagt (1899) in seiner Arbeit über die Kalkdrüsen von Regenwürmern (Anhangsdrüsen des Darmes) von der Begrenzung der Bluträume in diesen Drüsen:

„This boundary was in no sense, however, anything more than a cell membrane and besides showing no trace whatever of any nuclear structure, it is apparently, from the very beginning, connected only with endodermal tissue."

1899 beschreiben WILLEM und MINNE sehr eingehend die Beziehung des Blutgefäßnetzes zu den übrigen Komponenten der Darmwand des Regenwurmes. Zu innerst liegt das bewimperte Darmepithel, darauf kommt eine „membrane péritonéale". Die Figur zeigt diese in Form einer Basalmembran.

Jetzt folgt das Blutgefäßnetz, außen wiederum, wie die Figur zeigt, von einer solchen Membran begrenzt. Ein Endothel ist auf der Abbildung nicht sichtbar, wenn nicht einzelne der Membran anliegende Zellen mit wenig, den Kern umgebenden, Protoplasma als ein solches gedeutet werden können, was ich nicht glaube, da sie mit den frei in der Blutflüssigkeit liegenden übereinstimmen und einige von ihnen dieselben körnigen Einschlüsse enthalten, wie die freien Blutzellen. Nach außen von dem sehr dichten Blutgefäßnetz liegt eine kräftige Schicht von Ringmuskelfasern; dann folgen Längsmuskelfasern und zuletzt gegen das Cölom die Chloragogenzellenschicht. Im scheinbaren Widerspruch mit dieser Schichtenfolge sitzen die Chloragogenzellen der äußeren Wand (Grenzmembran) des Darmgefäßnetzes direkt auf, was sich folgendermaßen erklären läßt: Die Ring- und Längsmuskelbündel, die sich unter rechtem Winkel kreuzen, bilden ein Netz. Durch jede Masche dieses Netzes dringt ein Bündel von Stielen gegen das Cölom birnförmig anschwellender und divergierender Chloragogenzellen in die Tiefe, um sich an der Gefäßwand zu befestigen.

de Bock gibt (1900) Abbildungen von Partien des Darmsinus von Lumbriculus und Rhynchelmis nach Schnitten. Die deutliche Schichtenfolge ist: 1) Darmepithel, 2) Blutsinus, 3) zerstreute Längsmuskelfasern in größeren Abständen, 4) Chloragogen-Cölothel. Von einem Endothel ist nirgends etwas zu sehen.

Ribaucourt bildet (1900) einen Längsschnitt durch die Wand der vorderen Morrenschen Drüse ab, wo der hier vorkommende Darmblutsinus zwischen Drüsenepithel und Muscularis liegt.

Nach Camillo Schneider (1902) verlaufen bei Eisenia (Lumbricus) rosea die Darmgefäße in der bindegewebigen, scharf abgesetzten Grenzlamelle zwischen Muscularis (speziell innerer Ringmuskellage) und Darmepithel. Ueber die Beziehungen zwischen Darmmuscularis und Grenzlamelle einerseits und Dissepimenten andererseits sagt der Verfasser:

„Die Muskelfasern der Dissepimente verlaufen auf der vorderen und hinteren Fläche einer kräftigen Grenzlamelle, welche einerseits mit der des Darmes, andererseits mit der des parietalen Peritoneums zusammenhängt, in schräger Richtung, und zwar derart, daß die Fasern jeder Fläche die der anderen überkreuzen. Am Darm biegen sie in die entopleurale Muskulatur um . . . .“

C. Hirudinea.

In dieser Abteilung hat meines Wissens zuerst OKA (1894) bei Clepsine einen Darmblutsinus entdeckt. Die hinterste, fünfzehnte Kammer des Rückengefäßes, die an der Stelle liegt, wo die erste Darmaussackung vorkommt,

„steht mit einer Reihe von geräumigen Blutsäcken in Zusammenhang, welche die Darmaussackungen sowie den ganzen Darm umfassen. An der Stelle, wo der Darm beginnt, erweitert sich das Dorsalgefäß plötzlich zu einem großen Raume, welcher genau dieselbe Gestalt hat wie der Darm, den es umschließt, so daß derselbe von allen Seiten von Blutflüssigkeit umspült wird."

Unter Darm ist hier der auf den Magen mit seinen Taschen folgende Abschnitt, der selbst wieder Diverticula besitzt, gemeint, den OKA mit Recht für den resorbierenden hält.

„Der Blutsack liegt bei vielen Species, z. B. Cl. complanata, heteroclita, bioculata, dem Bindegewebe der Leibeswand eng an, bei anderen aber, wie Cl. marginata und tesselata, ist er von letzterem durch eine Lakune[1]) geschieden. Die Wand des Blutsackes ist nicht vollständig von der des Darmes getrennt, sondern sie steht mittels vieler Bindegewebsstränge oder -balken mit derselben in Verbindung, so daß die Oberfläche ein unebenes Aussehen zeigt." „Die Wand des Blutsackes, welcher den ganzen Darm umschließt, ist nicht kontraktil wie die der Kammer und ist bedeutend dünner."

Genauere histologische Details gibt OKA nicht. Auf den Abbildungen liegt der Sinus dem Darmepithel dicht an; doch sind sie zu wenig detailliert, um eine sichere Interpretation zu gestatten.

Näheres über den Blutsinus der Hirudineen, der auf die Rhynchobdelliden beschränkt zu sein scheint, erfahren wir 1896 von LUDWIG JOHANSSON in dessen Arbeit über Piscicola und Callobdella. Auch dieser Forscher konstatiert die Verbindung des Sinus mit dem Rückengefäß.

„Mir scheint es auch einigermaßen berechtigt zu sein, die Darmlakune als wenigstens teilweise von den Ausbuchtungen des Rückengefäßes gebildet aufzufassen, wenn sie auch mehr oder weniger durch selbständig gebildete Lücken des Bindegewebes entstanden ist."

JOHANSSON macht sodann die wichtige Mitteilung, daß die Darmlakune zwischen dem Epithel des Darmes und seiner Muskulatur liegt, welche letztere aus einer zusammenhängenden Lage von Ringmuskelzellen und aus zerstreuten Längsmuskelzellen besteht. So ist es Verf. klar, „daß man sagen

---

1) des Cöloms.

kann, daß die Darmlakune kräftig muskulöse Wände hat". Verf. bezweifelt die Angabe von Oka, daß die Darmlakune bei Clepsine keine muskulösen Wände habe.

Johansson beobachtete am lebenden Tier, daß der Chilusdarm sich sehr regelmäßig von hinten nach vorn zusammenzog, und er

„hielt es damals für gewiß, daß dies etwas war, was ausschließlich mit der Absorption der Nahrung zu tun hatte". Bei diesen „Zusammenziehungen des Darmes muß sich offenbar auch die Darmlakune von hinten nach vorn zusammenziehen, da ja diese Blutlakune zwischen der Muskulatur und dem Epithel des Darmes ihre Stelle hat. Dabei wird das Blut in das Rückengefäß getrieben."

In einer zweiten, schwedisch geschriebenen Abhandlung über Ichthyobdelliden aus demselben Jahre bestätigt Johansson das über den Darmblutsinus Gesagte für andere Ichthyobdelliden, namentlich Abranchus.

D. Echiuridea.

Ueber das Vorkommen eines Darmblutsinus bei Bonellia finden sich schon bei Lacaze-Duthiers (1858) Angaben. Zwei große Gefäße münden von hinten in einen großen, den Darm an der Grenze zwischen vorderer und mittlerer Region umgebenden Sack. Vorn entspringt aus diesem Sack ein Gefäß, das, nach vorn verlaufend, sich vom Darm loslöst, auf den Rücken des ersten Abschnittes des Oesophagus übergeht und exakt in der Mittellinie in den Rüssel eintritt. Obschon Lacaze bei vielfacher Oeffnung und Untersuchung des lebenden Bonelliakörpers die Kontraktionen des periintestinalen Blutsackes nicht selbst beobachten konnte, hält er ihn doch für das propulsatorische Zentrum:

„Si l'on voulait trouver l'analogue d'un cœur, la grande poche pourrait être considérée comme un ventricule, d'où partirait une aorte proboscidienne médiane, et les deux bandelettes qui, du voisinage du système nerveux, viennent à la rencontre de l'intestin comme deux oreillettes."

Auch nach Spengel (1879) kommt, wenigstens bei der jungen Bonellia, auf die sich folgende Angaben beziehen, ein Darmblutsinus vor:

„Die Gefäße der Leibeshöhle sind als Duplikaturen des dieselbe auskleidenden Peritoneums aufzufassen, und in diesem Lichte wird uns dann auch ihr eigentümliches Verhalten zum Darmperitoneum verständlich. Letzteres umschließt nämlich den Darm als ein ziemlich erweiterbares Rohr, und in den Hohlraum

dieses Rohres mündet das oben erwähnte vom Bauchgefäß zum Darm ziehende Gefäß. Nicht selten füllt sich dies Rohr dicht mit Zellen der Leibesflüssigkeit, und ich darf das Verhalten demnach in der Form darstellen, daß der Darm -- nur der Oesophagus ist davon ausgenommen — in einem Gefäße liegt."

Ob das zeitlebens der Fall ist, ist nach SPENGEL zweifelhaft.

In desselben Forschers Arbeit über die Organisation von Echiurus Pallasii (1880) finden sich keinerlei Angaben über einen Darmblutsinus oder ein entsprechendes Blutgefäßnetz. Doch macht es schon die Angabe, daß das Rückengefäß sich nicht über die Kropfregion des Darmes hinaus nach hinten erstreckt, wahrscheinlich, daß ein solcher Sinus vorhanden ist.

Im Jahre 1886 macht M. RIETSCH folgende Angaben über einen Darmblutsinus bei Echiuriden. a) Bonellia minor. Die beiden Muskellagen, nämlich die äußere Ringfaser- und innere Längsfaserschicht, sind am Mitteldarm in der Gegend des periintestinalen Gefäßsinus je aus einer einzigen Lage von in ziemlich großen Abständen verlaufenden Fasern zusammengesetzt.

„Le péritoine se détache plus ou moins des parois de l'intestin principal, quelquefois sur tout son pourtour, sauf dans le voisinage de l'intestin collatéral, des brides seulement le retiennent aux couches musculaires."

Danach würde der Darmblutsinus zwischen Peritonealepithel und Muscularis des Darmes liegen, eine Angabe, zu der ich mir ein großes Fragezeichen zu setzen erlaube. Aus dem Blutsinus nimmt nach RIETSCH vorn das Rückengefäß seinen Ursprung, um nach vorn zur Rüsselbasis zu verlaufen. b) Thalassema neptuni:

„Le péritoine s'écarte irrégulièrement des autres couches de l'intestin auxquelles il reste attaché par des brides; cependant il entraîne souvent avec lui des fibres annulaires." „C'est là que débouchent le vaisseau dorsal et l'anastomose neuro-intestinale."

Hier würde also der Sinus, wenigstens teilweise, zwischen den beiden Muskelschichten liegen.

E. Rückblick.

Werfen wir nun einen Rückblick auf die im vorstehenden Abschnitt zusammengestellten Beobachtungen über den Darmblutsinus der Anneliden, so dürfte folgendes als unzweifelhaft festgestellt bezeichnet werden können.

Bei zahlreichen Polychäten, speziell wohl bei allen Sedentaria, bei zahlreichen Oligochäten, speziell den niederen Familien, und

bei manchen Hirudineen, speziell bei den Rhynchobdelliden, die — mit Recht oder Unrecht — als ursprüngliche Formen gelten, existiert ein Blutsinus zwischen der Muscularis des resorbierenden Abschnittes des Darmes und seinem Epithel, welches letztere meistens deutlich gefaltet ist. Es ist fraglich, ob irgendwo zwischen Darmepithel und Darmblutsinus sich eine Muskelschicht einschiebt. Die meisten und zuverlässigsten Angaben lassen das Sinusblut die Basalmembran des Darmepithels direkt baden. Ein Endothel wird meist nicht beschrieben. Wo das Vorhandensein eines solchen angegeben wird, lassen die betreffenden Angaben erneute Untersuchungen dringend wünschenswert erscheinen.

Im Darmsinus wird das Blut durch antiperistaltische Kontraktionen der ihn umgebenden Darmmuskelschicht von hinten nach vorn getrieben.

2. Die histologische Struktur der Gefäßwandungen, besonders der Hauptgefäße. Beziehungen der Hauptstämme zum Darmblutsinus und zu den Mesenterien.

(These 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 20, 21, 24, 25, 26, 27, 28, 30, 31, 32; p. 194—199; Taf. II.)

A. Polychaeta.

Ich beginne mit CLAPARÈDE, der sich 1873 in einem Résumé über die Gefäßstruktur der sedentären Polychäten sehr bestimmt folgendermaßen ausdrückte:

„Comme je l'ai montré souvent ailleurs, tous les vaisseaux contractiles, même les plus petits, ont des muscles différenciés, au moins en tant que cellules fusiformes, dans leur paroi. Dans les plus gros vaisseaux, cette couche prend parfois une assez grande importance. Ainsi dans le vaisseau ventral du Spirographis, elle est formée par des fibres aplaties en bandelettes. Dans les plus gros vaisseaux on trouve chez les grandes Annélides la paroi interne du tube tapissée d'un épithélium continu; ainsi dans le vaisseau ventral du Spirographis, où les cellules, de forme conique, portent leur nucléus à l'extrémité la plus voisine de la cavité du vaisseau. Les plus petits vaisseaux ont une paroi propre, dans laquelle sont semés de petits nucléus très espacés. Tel est au moins le cas dans les nombreuses espèces que j'ai étudiées à ce point de vue.“

Auch die Abbildung, Querschnitt durch das Bauchgefäß von Spirographis, Taf. IV, Fig. 6, läßt an Deutlichkeit nichts zu wünschen übrig. Da sieht man das schönste Cylinderepithel das

Lumen des Gefäßes auskleiden, mit den Kernen an der dem Lumen zugekehrten Seite. Wenn die Sache sich so verhält, so liegt ein Fall vor, mit dem sich meine These 16 vorderhand nicht vereinigen läßt. Ich habe, offen gestanden, an der Richtigkeit der CLAPARÈDEschen Beobachtung gezweifelt, indem ich, ganz wie BERGH, nicht an das wirkliche Vorkommen eines Würfelepithels glaubte. Ich bat nun Herrn Dr. HESCHELER, die Sache nachzuprüfen. Die Untersuchung ergab die Richtigkeit des CLAPARÈDEschen Befundes, insofern wirklich ein Endothel, freilich kein cylindrisches, sondern ein flaches, vorhanden ist. Herr Dr. HESCHELER stellt mir folgenden kurzen Bericht über die Resultate seiner bisherigen Untersuchungen gütigst zur Verfügung:

„ED. CLAPARÈDE gibt in den ‚Recherches sur la structure des Annélides sédentaires‘, 1873, auf Pl. IV, Fig. 6 einen Querschnitt durch das Bauchgefäß von Spirographis Spallanzanii. Aus dieser Abbildung wie aus der dazu gehörenden Beschreibung geht unzweifelhaft hervor, daß das Lumen des Gefäßes mit einem Endothel ausgekleidet ist, das sich aus ziemlich hohen Cylinderzellen zusammensetzt, deren Kern in dem dem Lumen des Gefäßes zugekehrten Ende liegt. Außerhalb von diesem Endothel folgt eine Ringmuskelschicht und außerhalb dieser schließlich die peritoneale Umhüllung, deren Zellen an mehreren Stellen des Querschnittes durch Gruppen von Chloragogenzellen ersetzt werden, die ebenso vielen chloragogenführenden Längssträngen der äußeren Hülle des Bauchgefäßes entsprechen.

Auf Veranlassung von Herrn Professor LANG untersuchte ich das ventrale Gefäß von Spirographis auf Quer- und Längsschnitten. Dabei wurde hauptsächlich VAN GIESONsche und Eisenhämatoxylinfärbung angewendet. Resultat: Die CLAPARÈDEsche Abbildung und Beschreibung ist durchaus richtig bis auf das erwähnte innere Endothel des Gefäßes, und doch kommt tatsächlich eine solche Auskleidung des Gefäßlumens mit einer Zellschicht vor, deren Kerne dicht gedrängt nebeneinander liegen, wie das die besprochene Figur wiedergibt; aber diese Zellschicht besteht nicht aus cylindrischen, sondern aus flachgedrückten Plattenzellen, und die Körper der von CLAPARÈDE beschriebenen und mit *ep* bezeichneten Cylinderzellen gehören einer besonderen Schicht an, die sich zwischen Endothel und Ringmuskelschicht einschiebt.

Diese Schicht zeigt in ihren Reaktionen gegenüber den Farbstoffen ganz das Verhalten bindegewebiger Substanzen, das der Basalmembranen oder der Intima im Bauchgefäße der Regenwürmer.

Die Zusammensetzung dieser Schicht ist sehr überraschender Art; wir haben es nicht mit einer zusammenhängenden Membran zu tun, sondern diese Schicht löst sich auf in eine große Anzahl dicht nebeneinander stehender Längsfasern; Längs- und Querschnitte lassen darüber keinen Zweifel. Nun klärt sich aber auch der Irrtum der CLAPARÈDEschen Beschreibung einfach auf. Die mit *ep* bezeichneten ‚Körper der Cylinderzellen' sind nichts anderes als die Querschnitte durch diese dicht nebeneinanander gestellten Längsfasern, ein Irrtum, der unter Berücksichtigung der CLAPARÈDE zur Verfügung stehenden Färbetechnik sehr begreiflich, heute aber ebenso leicht zu lösen ist. Diese bindegewebige Faserschicht entspricht nach ihrer Lage der Intima anderer Annelidengefäße. Dazu kommt also bei Spirographis als innerste Lage noch diese endothelartige Zellschicht. Ob es sich hier um richtiges Endothel, ob um ein Pseudoendothel handelt, welcher Herkunft dasselbe ist, sowie weiteres über die eigentümliche Intima sollen ausgedehntere Untersuchungen aufzuklären versuchen."

HATSCHEK konstatierte 1881, daß das Rückengefäß von Protodrilus nur eine Fortsetzung des Darmblutsinus ist.

SPENGEL gibt 1881/1882 Abbildungen der Gefäßwände von Oligognathus Bonelliae, einer schmarotzenden Eunicee. Fig. 20 stellt ein Stück der Wandung des dorsalen Hauptgefäßes, offenbar auf einem schiefen Längsschnitt, dar.

„Im vorderen Teil liegt die Intima mit den länglichen Kernen frei; hinten ist sie von der Muscularis bedeckt",

zu äußerst folgt das Peritoneum. Die die Muscularis bildenden, feinen, zirkulären Fibrillen werden so dargestellt, als ob sie in der dem Gefäßlumen zugekehrten Basis der Peritonealzellen verlaufen, die ein schönes Würfelepithel darstellen. Was es mit der „Intima" und ihren Kernen für eine Bewandtnis hat, muß ich dahingestellt sein lassen. Die übrigen Gefäße entbehren der Muskulatur, und ihre Wand wird einschichtig dargestellt. Die Bilder zeigen eine scharfe innere Kontur (strukturlose Intima) und ihr außen ansitzende, vorspringende Zellen (Peritonealzellen).

Nach RIETSCH (1882) zeigt auch bei Sternaspis das Rückengefäß ganz enge Beziehungen zum Darmblutsinus, resp. Darmgefäßnetz.

„Le vaisseau dorsal accompagne l'estomac dans toute sa longueur et est soudé avec lui; ce vaisseau communique partout avec le riche réseau de sinus capillaires, qui enlace toute cette

portion de l'intestin et qui se déverse d'autre part dans un sinus longitudinal plus large, placé contre la gouttière vibratile, avec laquelle ce sinus se prolonge jusqu'au rectum."

Die Abbildung eines Querschnittes durch den Darm (Taf. XXI, Fig. 25) zeigt uns das Rückengefäß lediglich als eine Stelle, an der sich das Peritonealepithel U-förmig vom Darmepithel abgehoben hat. Am Vorderende des Magens verläßt ihn das Rückengefäß, um frei in der Leibeshöhle zu verlaufen. Ueberraschend sind folgende Angaben über das Nichtbestehen der Kontraktilität des Rückengefäßes.

„J'ai ouvert un grand nombre de Sternaspis vivants, et je n'ai jamais réussi à apercevoir un battement du vaisseau dorsal. Comment se contracterait-il du reste, quand ses parois ne consistent qu'en une membrane péritonéale et sont dépourvues de tout élément musculaire?"

Das Hämocöl von Sternaspis bedarf dringend einer neuen, genauen, histologischen Untersuchung, die sich auch auf den eigentümlichen Bau der Kiemengefäße zu erstrecken hat, die von dicht anliegenden hohlen Achsen (Zellsäulen) gestützt werden, wobei Blutgefäß und anliegende Stütze von einer gemeinsamen, wahrscheinlich peritonealen Scheide umhüllt werden.

1882 schildert Ed. Meyer die Beziehungen des Rückengefäßes von Polyophthalmus pictus Clap. zum Darmgefäßnetz. Das letztere bildet vorn am Mitteldarm einen Blutsinus. Aus diesem entspringt im 7. Rumpfsegment das Rückengefäß, das in seinem erweiterten, im genannten Segment gelegenen Anfangsteil als Herz bezeichnet wird. Der große, vordere Darmsinus, welcher das ganze, aus den Kapillaren zusammenströmende Blut aufnimmt, kann nach Meyer gewissermaßen als Vorkammer betrachtet werden, aus welcher das Blut durch Kontraktion der muskulösen Wandungen in den Hohlraum des Herzens befördert wird.

„Die Herzwand besteht aus einer direkten Fortsetzung der äußeren, membranösen, mit flachen Kernen versehenen Darmhülle, welcher sich eine reichliche Menge in den verschiedensten Richtungen sich kreuzender Muskelfasern anschließt, außerdem liegen dieser Membran nach innen spindelförmige, in Fasern auslaufende Zellen an."

Dieselbe Struktur zeigen auch die beiden kontraktilen Gefäßschlingen und der kontraktile Teil des Rückengefäßes. Die übrigen Gefäße haben bloß einfache, membranartige, mit flachen Kernen

versehene Wandungen. Dem Bauchgefäß hingegen sitzt von beiden Seiten her ein dichter Belag von drüsigen Zellen mit bräunlichgelben Pigmenttröpfchen auf. Die Abbildung zeigt diese Zellen, die offenbar eine Art Chloragogenzellen darstellen, der kernlosen Intima aufsitzend. Ein Endothel wird nirgends erwähnt und nirgends abgebildet.

Folgendes ist nach Steen (1883) die Struktur der Gefäßwände von Terebellides Stroemii. Es sind zwei Schichten vorhanden, eine innere, das Lumen des Gefäßes auskleidende, homogene Membran und eine äußere, fein granulierte mit spärlichen Kernen. Am Herzen kommt zu diesen beiden Schichten noch eine mittlere Schicht von zirkulären Muskelfasern hinzu, so daß die Leydigsche Schichtenfolge besteht, von innen nach außen: Intima, Muscularis, Adventitia.

Horst (1885) stellte fest, daß das Rückengefäß bei den Chlorämiden (ähnlich wie bei den Enchyträiden nach Vejdovsky) nur in den vorderen Segmenten frei verläuft, während es weiter hinten in den Darmblutsinus mündet. Bei Horst findet sich ferner die wichtige Angabe, daß die Muskelwand des Rückengefäßes „einfach eine Fortsetzung der Muskelwand des Magens ist“.

Sehr wichtig für die Auffassung der Entstehung der Hauptgefäßstämme sind die 1885 und 1887 veröffentlichten Arbeiten von Wirén, in denen dieser Forscher für eine Reihe von Polychätenfamilien (s. p. 205) den Nachweis zu führen sucht, daß die Rücken-, Bauch-, Intestinal- und Lateralgefäße nur mehr oder weniger vollständig gesonderte und abgeschnürte Rinnen oder Ausbuchtungen des Darmsinus sind. Die folgende Zusammenfassung wird durch ebenso einfache wie instruktive Schemata illustriert:

„Bei den oben beschriebenen Formen und bei den Terebelliden kommen in Zusammenhang mit der Darmlakune unvollständig geschlossene Gefäße vor, welche bei verschiedenen Arten zu sehr verschiedenen Stufen der Selbständigkeit gelangt sind. Zuweilen sind sie nur tiefere Rinnen, welche mit der Lakune in sehr offener Verbindung stehen, ...; Beispiel: das ‚Subintestinal‘- und die ‚Seitengefäße‘ der Arenicola. In anderen Fällen sind sie dagegen mehr eingeschnürt, stehen jedoch auch hier ihrer ganzen Länge nach mit der Lakune in Verbindung; Beispiel: das ‚Rückengefäß‘ der Arenicola. Schließlich können sie auch an gewissen Stellen ganz abgeschnürt und von der Lakune vollständig getrennt sein, an anderen Stellen sich in

diese öffnen. Das ‚Rückengefäß‘ der Eumenia und die ‚Subintestinalgefäße‘ der Terebella debilis‘ sind so gebildet. Wenn nun ein solches Gefäß von dem Darme räumlich getrennt würde und seine Verbindungsstellen mit der Lakune, statt einfache Oeffnungen zu sein, durch das Zuwachsen des Peritoneums zu längeren Kanälchen würden, so würde aus der anfangs unvollständig von der Lakune gesonderten Rinne ein freies und vollständiges, mit jener durch längere oder kürzere Anastomosen in Verbindung stehendes Gefäß entwickelt sein. Auf solche Weise scheint mir das Vorkommen eines freien Rückengefäßes bei Trophonia zu erklären zu sein, denn die Tatsache, daß das fragliche Gefäß in das Herz mündet und durch zahlreiche kleinere Gefäße mit der Lakune in Verbindung steht, beweist, daß es mit dem unvollständigen Rückengefäße der übrigen näher gekannten sedentären Anneliden homolog ist.“

Ueber die Struktur der Gefäßwand finde ich bei Wirén keine genaueren Angaben.

Jourdan beschreibt (1887) sehr sorgfältig die Struktur der Gefäßwand von Siphonostoma diplochaetos, die er mit verschiedenen Methoden untersucht hat. Der Beschreibung scheinen die größeren Gefäße, die an den Geschlechtsdrüsen verlaufen, zu Grunde zu liegen. Die Gefäßwand wird innen ausgekleidet von einer äußerst dünnen, durchsichtigen, vollkommen strukturlosen Membran. Dieser Membran liegt außen ein ziemlich niedriges Epithel an. Durch Versilberung stellte Jourdan die Grenzen dieser Epithelzellen dar. Sie weisen die charakteristischen Ein- und Ausbuchtungen auf, die Bergh später so genau beschrieben hat. Der Innenfläche der strukturlosen Membran liegen seltene Kerne an.

„Il est impossible d'admettre un revêtement endothélial continu; on peut même supposer que ces éléments nucléaires, au lieu d'appartenir à une couche cellulaire, ne sont autre chose que les noyaux des éléments figurés du sang.“

Die Wand der Gefäße wäre also sehr einfach: eine strukturlose Intima (Basalmembran), welcher ein flaches Epithel (Peritonealepithel) außen aufliegt. Die Gefäße, welche in der Tiefe der Organe verlaufen, haben nach Jourdan überhaupt keine eigene Wand. Die Blutflüssigkeit ist gefärbt, sie enthält farblose Amöbocyten, aber keine gefärbten Blutkörperchen.

Im selben Jahre gelangte Jourdan bezüglich der Struktur der Gefäße von Eunice zu folgenden Resultaten:

„Leurs parois sont constituées par une membrane très délicate montrant de nombreux noyaux qui m'ont toujours paru situés sur

la face externe de la membrane.“ Und weiter: „En effet, d'après ce que j'ai observé chez le Siphonostome et aussi en tenant compte de ce que j'ai vu sur les Euniciens, on peut admettre que l'appareil vasculaire des Annélides chétopodes est dépourvu d'un revêtement endothélial. Mais cette opinion indiquerait un état tellement différent de ce qui existe non seulement chez les Vertébrés, mais chez la plupart des autres animaux invertébrés, qu'elle est à vérifier.“

Dieser Satz ist so recht charakteristisch. Man bekommt, wenn man die Literatur studiert, den Eindruck, daß viele Autoren sich fast genieren zu gestehen, daß sie in den Gefäßen kein Endothel gefunden, als ob das ihre Untersuchungs- und Beobachtungsgabe in ein ungünstiges Licht setzen würde.

In den Studien über den Körperbau der Anneliden von Ed. Meyer (1887/1888) ist für unsere Frage vieles aus der Beschreibung des Gefäßsystems von Chaetozone **setosa** (ein Cirratulid) von großem Interesse.

Das aktive Zentralorgan des ganzen Kreislaufes besteht bei Chaetozone, wie bei allen übrigen Cirratuliden, aus

„dem weiten kontraktilen Darmsinus hinten und dem mächtigen, stark pulsierenden Rückengefäß vorn; das letztere bildet gewissermaßen einen Conus arteriosus, während das erstere diesem gegenüber gleichsam eine venöse Vorkammer des Herzens vorstellt.“

Es nimmt also das Vas dorsale aus dem Darmsinus seinen Ursprung. Von grundlegender Bedeutung ist, was Ed. Meyer über die Histologie des Gefäßsystems sagt:

„Gegen das Cölom hin ist das Lumen sämtlicher Blutbahnen durch **peritoneale Wandungen**, die in das allgemeine Peritoneum kontinuierlich übergehen, vollständig abgeschlossen. Außer diesen, **welche bei allen einfachen Gefäßen die einzigen sind**, besitzen die selbständig **pulsierenden Blutgefäße**, das Vas dorsale, der Darmsinus, die kontraktilen, oberen Bogengefäße und die beiden Vasa lateralia, noch eine **innere muskulöse Auskleidung**, deren kernhaltige Muskelfasern in sehr verschiedenen Richtungen angeordnet sein können; zum größten Teil jedoch sind es Zirkelfasern.“

Ich glaube, es wird sich herausstellen, daß dies das klarste, kürzeste und zutreffendste Resumé ist, das man von der Struktur des Blutgefäßsystems der meisten Chätopoden geben kann.

Es folgt nun eine Charakteristik der wichtigen Beziehungen des Gefäßsystems zu den Dissepimenten und der medianen

Längsstämme zu den Mesenterien. Die Darstellung dieser letzteren Relationen beansprucht unsere volle Aufmerksamkeit:

„Die rechte und linke Hälfte der peritonealen Wandschicht des Rücken- und Bauchgefäßes, des unpaaren oberen und unteren Oesophagealgefäßes und endlich des Sinus intestinalis finden in den entsprechenden Blättern der Darmmesenterien ihre direkte Fortsetzung, und die Lichtung dieser Blutbahnen gehört dem intraseptalen Raume an.“ „Da ferner alle zuletzt genannten Gefäße sich durch eine ganze Reihe von Segmenten erstrecken, so partizipieren an der Bildung ihrer Wandungen die medianen Abschnitte der peritonealen Auskleidung sämtlicher Zonithöhlen, welche die ersteren durchlaufen. Innerhalb des Lumens liegen nun, vom Blute bespült, im Darmsinus der Mitteldarm und im Rückengefäß der sog. Herzkörper.“

Auch bei Hermellen und Serpulaceen schildert E. Meyer den Ursprung des Rückengefäßes aus dem Darmblutsinus.

In seiner Polygordiusmonographie (1887) äußert sich Fraipont über die Struktur der medianen Gefäßstämme von P. neapolitanus folgendermaßen:

„Les vaisseaux dorsal et ventral n'ont pas de paroi propre dans le tronc. Ils proviennent de l'écartement des deux feuillets du mésentère, au contact du tube digestif. C'est l'épithélium du mésentère et du tube digestif qui les circonscrit.“

Nur im Kopfteil des Rückengefäßes und in den Schlundgefäßschlingen glaubt Fraipont an der Innenseite der dem Mesenterium angehörenden Wandung eine besondere „paroi différenciée“ zu erkennen, die aus sehr flachen Endothelzellen bestehen soll. Die Abbildungen sind, was die Natur dieser Wand betrifft, keineswegs entscheidend.

Nach Fauvel soll auch Brunotte (1888) — die Arbeit ist mir leider nicht zugänglich — für das Bauchgefäß von Branchiomma „la saillie des noyaux de l'endothélium interne“ konstatiert haben, während es im Zoolog. Jahresbericht heißt: „In Uebereinstimmung mit Jourdan wird ein Endothel in Abrede gestellt.“ Wie reimt sich das?

Im Jahre 1890 beschrieb Florence Buchanan die Art und Weise, wie das Rückengefäß von Hekaterobranchus mit dem in ihm enthaltenen Herzkörper sich aus dem Bauch-

sinus in dessen vorderer Region allmählich ausbuchtet und abschnürt, um selbständig zu werden. Nachher entfernt es sich vom Darm, gelangt in die Nähe der dorsalen Körperwand und wird kontraktil.

„It is here surrounded by a well developed circular muscular layer, to which its contractile power is due.“

Man sieht auf der Abbildung eines Querschnittes von außen nach innen folgende Schichtenfolge: 1) Cölothel, 2) Muscularis, 3) Blut und, der ventralen Wand anliegend, den Herzkörper.

„The walls of all the other vessels and of the sinus appear to consist only of coelomic epithelium.“

Ein wertvolles histologisches Detail teilte 1891 Gustav Retzius über die Muskulatur der Gefäßwand von Polychäten (Nephthys) mit, das er durch die Methylenblaufärbung ermittelt hatte:

„Gewöhnlich sieht man an der einen Seite des Gefäßes (es handelt sich um die den Bauchstrang begleitenden Gefäße und ihre Seitenäste) einen länglichen dickeren Wulst, welcher quer über das Gefäß rippenartige Zweige abgibt, die die Gefäßwand fingerartig umfassen, indem sie sich dabei teilen und allmählich verschmälern.“

Daß man es hier mit den Muskelfasern der kontraktilen Gefäßwand zu tun hat, welche das Gefäß umspinnen, liegt nach Retzius auf der Hand. Den Zellkörper selbst trifft man hin und wieder „als einen freien Vorsprung von der Gefäßwand hervorragend“ an.

Wenn es sich wirklich um Muskelzellen handelt, so ist theoretisch das Faktum wichtig, daß die Bildungszelle der Fasern von der Lichtung des Gefäßes abgewendet liegt.

Bei Ophelia finden sich nach Schäppi (1894) insofern eigentümliche Verhältnisse, als im abdominalen Körperabschnitt neben dem Bauchgefäß ein dem Rückengefäß homologer Darmsinus und im thorakalen Körperabschnitt neben dem inzwischen aus dem Blutsinus hervorgegangenen Rückengefäß ein dem Bauchgefäß homologer Darmsinus existiert. Zu dieser Auffassung gelangt Schäppi offenbar deshalb, weil im abdominalen Körperabschnitt das Rückengefäß, im thorakalen aber ein gesondertes Bauchgefäß fehlt. Ich zweifle nicht daran, daß Schäppi einverstanden sein wird, wenn ich die Sache so darstelle, daß bei Ophelia ein das Darmepithelrohr umgebender, geräumiger Blutsinus vorhanden ist, von dem sich in der Abdominalregion ein Bauchgefäß, in der Thorakalregion ein Rückengefäß abgetrennt hat.

Auch nach Schäppi strömt das Blut im Darmsinus von hinten nach vorn.

Auf den Abbildungen von Schnitten durch Blutgefäße sieht man wohl Blutzellen in der Lichtung und an der Wand der Gefäße, nirgends aber ein zusammenhängendes Endothel.

Monticelli hat (1896) zu der exakten Beschreibung, welche Ed. Meyer von der Struktur der Herzwand von Polyophthalmus gegeben hat, nichts weiter hinzuzufügen, als daß es ihm scheint:

„che le fibre muscolari, che formano la tunica esterna a quella epiteliale propria del cuore a nuclei appiattiti e numerosi, non decorrano irregolarmente in diversi sensi, ma sieno principalmente disposte longitudinalmente e circolarmente, essendovene anche di quelle oblique incrociantisi reciprocamente“.

Nach Gravier (1896) besteht die Wandung des Rücken- und des Bauchgefäßes bei den Phyllodociden aus

„cellules très allongées analogues à des fibres musculaires, dont elles ont même toute l'apparence, avec des noyaux aplatis de distance en distance.“

Pierre Fauvel macht im Jahre 1897 beiläufig auch Angaben über die Gefäßstruktur der Ampharetiden. Wie das Herz nur eine Differenzierung des vorderen Teiles des Blutsinus ist, so zeigt auch seine Wand die gleiche Struktur wie der letztere, nämlich außen Cölothel und innen eine Muskelschicht. Nur sind die beiden sich schief kreuzenden Schichten von (longitudinalen und transversalen) Muskelfasern etwas stärker entwickelt und die Cölothelschicht dicker. Die Wand aller anderen Gefäße besteht nach Fauvel ausschließlich aus einer Endothelmembran, deren Kerne auf Schnitten leicht sichtbar seien. Die Abbildungen stimmen hiermit überein; da aber von der Umgebung der abgebildeten Gefäßdurchschnitte nichts gesagt und nichts dargestellt ist, so weiß ich nicht, ob das „Endothel“ Cölomepithel ist oder nicht. Ich vermute das erstere. Die Vermutung wird bei mir zur Gewißheit, wenn ich weiter lese, daß der Verf. auf Rietsch (Sternaspis), Jourdan und Meyer verweist und daß er an einer anderen Stelle sagt, daß auf Schnitten die Kerne auf der Gefäßhaut nach außen vorspringen, daß aber eine innere strukturlose homogene Membran fehlt. Anstatt aber die einzige Zelllage, welche das Gefäß auskleidet, für Cölothel zu halten, bezeichnet sie der Verf. als ein Endothel. Die Konfusion wird nachher noch

größer, wo sich Fauvel auf Wirén bezieht, welcher gezeigt habe, daß die Gefäße nur sich abschnürende Rinnen der Peritonealwand des Darmblutsinus seien, so daß also ihre Wandungen

„sont constituées par ce même péritoine ou endothélium". Ganz richtig! Aber wie kann man sagen: „C'est l'endothélium interne qui constitue à lui seul la paroi, les couches musculaires externes faisant défaut?"

Etwas abweichend sei die Struktur des Bauchgefäßes. Die Endothelzellen seien hier „allongées, fusiformes" (in der Längsrichtung des Gefäßes), vielleicht muskulös und die Kerne springen nach innen vor.

„Le vaisseau serait donc composé de deux couches endothéliales, l'une externe dont les cellules seraient contractiles et l'autre interne à structure ordinaire."

Picton gibt (1898/1899) an, daß der Herzkörper der Cirratuliden von einer endothelialen Hülle ausgekleidet sei, das wäre also mit Bezug auf das Herz, in dessen Lichtung der Herzkörper von der Wand vorragt, ein inneres Endothel. Die einzige Abbildung, welche die betreffenden Kerne zeigt, Fig. 5, Taf. XX, ist aber nichts weniger als überzeugend. Am Herzkörper der Chlorämiden hat Picton kein deutliches Endothel gesehen, doch möchte er seine Existenz nicht leugnen. Wenn es vorkomme, müsse es aber sehr dünn sein. „One or two nuclei on the surface of the organ seem to suggest its presence."

In ihrer Arbeit über die Anatomie und Klassifikation der Arenicoliden (1900) besprechen Gamble und Ashworth auch die Struktur der Herzwand und des eingeschlossenen Herzkörpers. Die Schichtenfolge wird für die Herzwand (am Herzkörper ist sie selbstverständlich umgekehrt) folgendermaßen beschrieben:

„an endothelium internally, a muscle layer, and a peritoneal covering, the cells of which often contain chloragogenous granules."

Während in den Figg. 38 u. 39 nur die Muskel- und Cölothelschicht dargestellt sind, weil

„the endothelium cannot be shown on this scale of magnification",

sieht man ein solches Endothel an den Figg. 41—43 stellenweise angedeutet. Besonders die Fig. 41, wo die das Endothel darstellende Linie mit den in großen Abständen liegenden Kernen vom Herzkörper abgehoben dargestellt wird, bestärkt mich in der

Vermutung, daß es sich hier in der Wirklichkeit um wandständige Kerne von Blutzellen handelt.

Die wichtigsten modernen Untersuchungen über die feinere Gefäßstruktur der Polychäten verdanken wir Bergh (1900). Seine Angaben beziehen sich auf Lanice, Eunice und Arenicola.

Das große Darmgefäß von Lanice zeigt folgenden Bau. Die äußerste Schicht ist ein ziemlich plattes Peritonealepithel. Innerhalb dieser liegt nun „ein Bindegewebe mit Zellen, welche Ausläufer, oft verzweigte, besitzen und in welches zahlreiche zirkuläre Muskelfasern eingelagert sind.“ Die Muskelfasern bilden nicht eine kontinuierliche Schicht, sondern verlaufen einzeln oder zu Gruppen vereinigt, durch Zwischenräume getrennt. Sie können verzweigt sein:

„Sie sind bandförmig abgeplattet und haben den Kern mit einer Anhäufung von körnigem Protoplasma seitlich gelegen“. Zu innerst „liegt dann endlich die ansehnliche Leydigsche Intima, dieselbe homogene Membran, die wir überall als innerste Wand der Gefäße antrafen. Ein inneres Epithel ist nicht vorhanden.

Das Bauchgefäß von Lanice hat ähnlichen Bau; nur fehlen die Muskelfasern. Die Bindegewebszellen sind hier in der Längsrichtung der Gefäße langgestreckt.

Die Herzen von Eunice gigantea zeigen wiederum dieselbe Schichtenfolge. Zu äußerst liegt das ziemlich platte Peritonealepithel, dann kommt ein sehr eigentümliches Bindegewebe mit zwei Zellsorten, erstens kleinere mit gelben oder gelblichbraunen Kügelchen und verzweigten Ausläufern, mittelst deren sie untereinander anastomosieren können, und zweitens viel größere, Klasmatocyten ähnliche Zellen. Beide Zellenarten kommen auch sonst im Bindegewebe der Eunice vor, z. B. in den Membranen, an denen die Herzen aufgehängt sind. In das Bindegewebe ist eine sehr kräftige und dichte Ringmuskelschicht eingelagert. Zu innerst kommt ebenfalls wieder die homogene Leydigsche Intima. Ein inneres Epithel ist auch hier nicht nachweisbar. Der Bau der Rückengefäße ist im wesentlichen derselbe.

Von den kleineren Gefäßen der Eunice hat sich Bergh nur notiert,

„daß sie innen die homogene Intima besitzen und die Kerne ihrer Wand nach außen, nicht nach innen vorspringen“.

Dieselben Verhältnisse wie bei Eunice finden sich auch im

wesentlichen am Bauchgefäß von Arenicola Grubei. Für mich ist folgende Bemerkung über die Intima des Bauchgefäßes von besonderem Interesse:

„Es ist sehr deutlich, daß sich dieselbe in die Grundmembran des Gekröses, an dem das Gefäß aufgehängt ist, fortsetzt. An dieser Stelle finden sich in der Gefäßwand eine Anzahl Längsmuskelfasern, sonst nicht."

Ferner sagt Bergh:

„In meinem Journal findet sich aber noch eine Angabe über das Bauchgefäß, zu der ich jetzt kein rechtes Vertrauen mehr habe. Es soll nämlich das Peritonealepithel der Intima unmittelbar anliegen und kein Bindegewebe dazwischen vorhanden sein."

Ich bin geneigt dieser Angabe größeres Vertrauen zu schenken, als Bergh selbst.

„Von einem inneren Epithel ist weder im Rücken- noch im Bauchgefäß die Rede."

Bezüglich der kleinen Gefäße von Arenicola, die er besonders an den Segmentalorganen studierte, kam Bergh zu folgendem Resultat. Der Intima sind nach außen Zellen aufgelagert, deren Grenzen außerordentlich stark ein- und ausgebuchtet sind und deren von einem ansehnlichen, körnigen Protoplasma umgebene Kerne nach außen vorspringen. Die Abbildungen von Querschnitten solcher Gefäße zeigen die Intima ringförmig geschlossen und ihr an einer Stelle außenanliegend das Protoplasma der Wandzelle mit dem Kern.

1901 schildert Ashworth bei Scalibregma die Beziehungen zwischen Rückengefäß und Blutsinus des Darmes. Das Rückengefäß liegt dem Darme dicht an und steht durch zahlreiche Kommunikationen mit dem Blutsinus in Verbindung. Vorn schwillt es zu dem sogenannten Blutreservoir und dann zum Herzen an, im hinteren Teil des Darmes aber (von der Höhe der 12. Borsten an) ist es „not distinct from the sinus". Auch die sogenannten Subintestinalsinusse sind nur spezialisierte Teile des allgemeinen Darmblutsinus. Während bei Arenicola das Blut in der Magen- und Darmwandung bei jungen Tieren in Gefäßen, bei alten in Sinussen enthalten sei, sei es bei Scalibregma

„certainly contained in sinuses which in the posterior part of the intestine are large".

Die Wände des Herzens und Blutreservoirs seien sehr dünn und ihre Struktur schwer zu bestimmen.

„The walls are composed of a layer of peritoneal epithelium within which a very thin sheet of muscle-fibres may be distinguished. In some sections an exceedingly delicate endothelium appears to be present, but this is difficult to distinguish with certainty.“

B. Oligochaeta.

Dem Rückengefäß der Ringelwürmer und den von ihm abgehenden Aesten schrieb Leydig (1857) folgende Struktur zu: zu innerst eine bindegewebige, scharf konturierte Intima, um diese herum Muskeln. Zu äußerst kommt eine weiche bindegewebige Hülle (Adventitia) mit einzelnen Kernen. Wo die Gefäße nichts mehr von Kontraktilität zeigen, bestehen sie lediglich aus der homogenen, scharf gezeichneten Intima und aus der zarten Adventitia, welche den Charakter von gewöhnlicher Bindesubstanz darbietet. Speziell beim Regenwurm

„ist die Intima des Stammgefäßes der Bauchseite eine sehr starke strukturlose Membran, nach der Länge sich in große Falten legend und nach der Quere fein gestrichelt, was wahrscheinlich auf Faltenbildung beruht.“

Pag. 438 findet sich eine stark vergrößerte Abbildung eines Stückes Bauchgefäß des Regenwurmes. Daß die Leydigsche Adventitia das Cölothel ist, erscheint mir zweifellos.

Dieselben 3 Schichten: Tunica intima, Tunica muscularis und Tunica adventitia fand Leydig am Rückengefäß von Phreoryctes Menkeanus wieder. Speziell von der Tunica muscularis sagt er, daß sie fein ringstreifig sei, was auf eine Zusammensetzung von zirkulär gelagerten Elementen hinweise. Dem Bauchgefäß fehlt auch hier die Muscularis.

Schon 1866/1867 stellte Eberth, wie ich der historischen Uebersicht, die Bergh gibt, entnehme, bei kleinen Formen, wie Tubifex und Nais, durch Versilberung den ein- und ausgebuchteten Verlauf der Grenzen der Wandzellen der Gefäße der Oligochäten fest.

Die histologische Struktur des aus aufeinander folgenden kontraktilen Ampullen bestehenden Rückengefäßes der Lumbriciden beschrieb Perrier (1874) folgendermaßen:

„Dans l'épaisseur de leurs parois, entre la membrane externe, parsemée de noyaux, ou tunique adventice de Leydig et l'épithélium interne, ou intima (Leydig), que l'on trouve constituer tous les autres vaisseaux ..... se trouvent deux couches musculaires: l'une, externe, continue,

est formée de faisceaux circulaires, présentant la striation longitudinale caractéristique, indice de leur constitution fibrillaire; l'autre, interne, discontinue, est formée de faisceaux longitudinaux occupant toute la longueur d'une ampoule, ... mais accolés en petit nombre pour former des bandes, dans les larges intervalles desquels les muscles transverses existent seuls."

Die äußere Ringmuskelschicht ist nach PERRIER immer stärker ausgebildet als die innere Längsmuskelschicht.

Die innere Epithelschicht sieht PERRIER am Hinterende jeder Ampulle, da, wo sie sich in die nächstfolgende öffnet, zu einer ringförmigen Zellanhäufung anschwellen, die er als eine wahre Klappe betrachtet.

Was die ventralen (sub- und supraneuralen) Längsgefäßstämme betrifft, so ist der Bau ihrer Wandung nach PERRIER ein sehr einfacher.

„Une membrane externe (tunique adventice, LEYDIG) dont la surface est bosselée par de nombreux noyaux et une membrane interne (intima, LEYDIG) probablement de nature épithéliale constituent toute leur paroi."

Das soll zugleich die normale Struktur der sich im Körper ausbreitenden Gefäße sein. Die Herzen haben nach PERRIER dieselbe Struktur wie das Rückengefäß.

Wenn nun PERRIER, von der Adventitia und Intima sprechend, sagt,

„nous ne reviendrons pas sur ces membranes, qui ont été sufisamment décrites par les auteurs",

so muß doch konstatiert werden, daß LEYDIG, nur dieser Autor kann ernstlich gemeint sein, unter seiner Intima eine strukturlose, einer Kutikularbildung vergleichbare Membran verstand, während sie nach PERRIER wahrscheinlich ein Epithel sein soll. Es ist aber schlechterdings unmöglich sich an den PERRIERschen Abbildungen von dem Vorhandensein eines solchen Epithels zu überzeugen. Die Längsmuskelschicht PERRIERS ist nach den neueren Untersuchungen BERGHS auf longitudinale Faltenbildungen zurückzuführen.

Im Jahre 1878 stellte D'ARCY POWER, ohne die Untersuchungen EBERTHS zu kennen, die mehr oder weniger kompliziert ein- und ausgebuchteten Zellgrenzen der Wandzellen von an Septen verlaufenden Gefäßen des gemeinen Regenwurmes, Lumbricus terrestris, durch Versilberung dar. D'ARCY POWER vermochte an den kleinen Gefäßen, deren Durchmesser $^{1}/_{1000}$ Zoll nicht übersteigt, weder eine Muskelschicht noch eine Adventitia zu erkennen. An den größeren Gefäßen hingegen konnte er eine äußere bindegewebige,

das Endothel einhüllende Lage beobachten. Die kontraktilen Gefäße hat er nicht untersucht. Die der Abhandlung von D'ARCY POWER beigegebene Tafel zeigt in Fig. 6 eine von RAY LANKESTER gezeichnete Abbildung einer „portion of a larger vessel from a muscular septum" des Regenwurmes, wo die Wandung aus zwei Zellschichten zusammengesetzt dargestellt ist. Die innere Lage erscheint in der ganzen Breite des Gefäßes dicht quergestreift.

1879 machte VEJDOVSKY die wichtige Entdeckung, daß bei den Enchyträiden das nur im vorderen Körperteil gesondert existierende Rückengefäß die direkte vordere Fortsetzung des Darmblutsinus ist. Vom histologischen Bau der Gefäße sagte VEJDOVSKY folgendes:

„Ihre Wandungen sind sehr dünn, aber resistent. Nur bei der Gattung Anachaeta konnte ich am Rückengefäße deutlich drei Schichten unterscheiden: eine das Lumen des Gefäßes auskleidende homogene Membran (Tunica propria), eine ziemlich dicke Muskelschicht und eine feine, kernhaltige äußere Hülle (Tunica adventitia)."

1883 betont TIMM für Phreoryctes Menkeanus und auch für Nais die Beziehungen zwischen Rückengefäß und Darmgefäßnetz (Darmblutsinus). Beide stehen miteinander in direkter Verbindung, und es erscheint das Rückengefäß nur als ein Anhang des Netzes. Was die Struktur der Gefäßwände anbetrifft, so werden die Angaben von LEYDIG bestätigt. Die Muscularis des Rückengefäßes

„ist aus schräg gekreuzten, breiten Muskelbändern zusammengesetzt, die sich unter ziemlich spitzem Winkel treffen. Das Ganze hat entfernte Aehnlichkeit mit gewissen Spiralgefäßen der Pflanzen. Kurz vor jedem Dissepiment wird dies gekreuzte Muskelsystem zurückgedrängt durch einen ins Lumen des Gefäßes vorspringenden Ring von Quermuskulatur, der aus 4—5 Fasern besteht, welche deutliche Kerne zeigen."

Die Abbildung zeigt den Kern an der Außenseite.

Ausführlicher verbreitet sich VEJDOVSKY über die Struktur der Gefäßwandung der Oligochäten in seiner Monographie (1884).

Das pulsierende Rückengefäß ist bei den niederen Oligochäten sehr einfach gebaut. Bei Aeolosoma besteht die Wand nur aus einer feinen Membran, die nach außen vom Peritonealepithel belegt ist.

„Aehnliche Verhältnisse gelten auch für das Rückengefäß der Chätogastriden, Naidomorphen und Enchyträiden.

Es gibt hier kein nachweisbares inneres Epithel, auch fehlt es an einer differenzierten Muskellage."

Bei den Chätogastriden besteht die Gefäßmembran aus feinen Längsfibrillen, denen an ihrer Oberfläche die Peritonealzellen aufsitzen. Die Längsfibrillen treten als feine Leistchen hervor. Auch eine undeutliche Querstreifung hat VEJDOVSKY bei den Kontraktionen beobachtet. Aehnlich die Naidomorphen.

Bei Stylaria soll die Wandung, wenn ich die folgende Darstellung richtig verstehe, aus zwei Zellschichten bestehen, dem äußeren Peritonealepithel und einer inneren Lage kontraktiler Zellen:

„Während der Kontraktion des Rückengefäßes von Stylaria lacustris sieht man, daß die Wandungen aus einer einfachen Zelllage bestehen, deren Kerne deutlich hervortreten, während sie im Zustande der Dilatation als undeutliche Höckerchen erscheinen. Die Gefäßzellen sind selbst kontraktil, nicht aber die äußere Lage der Peritonealzellen, welche ich früher an dem Rückengefäß der Enchyträiden irrtümlich als Muskelzellen bezeichnet habe."

Die Abbildungen zeigen freilich nur eine, nämlich die innere Zelllage. Der kernhaltige Teil der Zellen ragt nach außen vor.

„Die kontraktilen Seitengefäßschlingen sämtlicher Oligochäten sind „nach VEJDOVSKY" einfache, durchbohrte, während der Kontraktion regelmäßig rosenkranzartig eingeschnürte Zellreihen mit deutlichen Kernen, die nach außen von sehr spärlichen Peritonealzellen bedeckt sind."

Ueber das Bauchgefäß sind die Angaben VEJDOVSKYS sehr wenig eingehend. Es ist in keinem untersuchten Falle kontraktil. Seine

„Wandungen sind viel resistenter und verhältnismäßig dicker als die des Rückengefäßes".

Das vordere blinde Ende desselben besteht bei Chaetogaster cristallinus aus einer Reihe spindelförmiger Zellen mit elliptischen Kernen.

„Das Bauchgefäß von Anachaeta erweist ebenfalls resistente Wandungen, in denen äußerst spärliche und schwierig nachweisbare Kerne zerstreut sind; auf der Oberfläche läßt das Bauchgefäß bei starken Vergrößerungen zahlreiche Querstreifen erkennen."

Den „komplizierten Bau des Rückengefäßes" der Lumbriciden und von Criodrilus schildert VEJDOVSKY folgendermaßen. Er hat gefunden,

„daß die Muskeln eine hohe Schicht bilden, vornehmlich tritt die innere Ringmuskulatur sehr schön an Querschnitten hervor. Das Lumen des Rückengefäßes wird von einer epithelartigen Lage ausgestattet, deren Elemente an gut

tingierten Präparaten runde, 0,01 mm große Kerne und feine Membranen erkennen lassen. Nach außen ist das Rückengefäß mit großen, an Querschnitten zierlich sich gestaltenden Chloragogendrüsen besetzt, die hier, gleich jenen am Magendarme, modifizierte Peritonealzellen darstellen."

Die Abbildung Fig. 2, Taf. XIV, läßt außerhalb der Ringmuskelschicht eine Lage von Querschnitten von Längsfasern erkennen.

W. Michaelsen (1886) sagt zur Histologie des Blutgefäßsystems der Enchyträiden:

„Der Wandung des Rückengefäßes ist eine starke Ringmuskelschicht aufgelagert. Die einzelnen Muskeln sind bandförmig und lassen nur enge Zwischenräume zwischen sich."

Vogt und Yung sagen in ihrem Lehrbuch (1888) von Lumbricus agricola:

„Les vaisseaux sanguins ont une double paroi conjonctive (intima et adventita de Leydig) renfermant de nombreux noyaux, qui se colorent vivement dans les réactifs. Dans les portions contractiles, il s'intercale entre ces deux lamelles une couche interne de muscles longitudinaux et une couche externe de fibrilles musculaires circulaires. L'intima ou lamelle conjonctive interne se plisse en certain points. . . ."

Beddard bildet (1890) einen Querschnitt und einen Längsschnitt durch eine Gefäßschlinge eines vorderen Segmentes von Phreoryctes ab. Im Text wird ihrer keine Erwähnung getan. Die Figuren zeigen innen ein deutliches Würfelepithel, dann eine kräftige Ringmuskel- und zu äußerst eine dünnere Längsfaserschicht. Ich gestehe, daß mich das Würfelepithel in sehr große Verlegenheit setzt.

Nach demselben Autor (1892) ist das Rückengefäß von Phreodrilus subterraneus von einer einigermaßen dicken Zelllage ausgekleidet, seine Muskelfasern verlaufen vorwiegend zirkulär.

„Here and there oval bodies which have in every respect the appearance of the nuclei in the endothel lining, may be seen embedded in the coagulated yellow blood."

Daß Hesse (1893/1894) den Blutkanälen in der Darmwand der Enchyträiden und anderer Oligochäten ein Endothel zuschreibt, habe ich früher schon erwähnt (p. 214). Die Zeichnung aber, die er in Fig. 29 von einem Querschnitt durch den Darm von Stylaria lacustris L. liefert, zeigt das Lumen des Rückengefäßes ausschließlich von Chloragogenzellen begrenzt.

Die Uebersicht, welche BEDDARD in seiner Monographie (1895) von der Struktur der Gefäßwand der Oligochäten gibt, enthält nichts Neues.

UDE fand (1895/1896), was

„er besonders gut auf Querschnitten durch Pachydrilus pagenstecheri erkennen konnte, in den herzartigen Anschwellungen des Rückengefäßes kleine, deutlich begrenzte Zellen. Demnach wird auch das Rückengefäß von einem Endothel umschlossen, das eine direkte Fortsetzung von demjenigen des Blutsinus ist.“

In seiner Arbeit über phagocytäre Organe der Oligochäten bildet GUIDO SCHNEIDER (1896) einen Querschnitt durch das Rückengefäß einer jungen Perichaeta ab, welcher eine innere Grenzmembran, eine diese umhüllende ziemlich dicke Ringfaserschicht und zu äußerst das Cölothel zeigt. Von einem Endothel ist nichts zu sehen.

In seiner Arbeit über Regenwürmer von Westindien und Südamerika publizierte MICHAELSEN (1897) Abbildungen zur Struktur der Wandungen des Rückengefäßes und der Intestinalherzen von Tykonus peregrinus. Man sieht eine innere Lage von Ringmuskelfasern, die nach Abbild. 9 im Rückengefäß anastomosieren, und eine äußere Lage von Cölothel- (zum Teil Chloragogen-)zellen.

Von allen bei Anneliden sonst bekannten Gefäßstrukturen abweichend ist jedoch nach MICHAELSENS Darstellung die Struktur des umfangreichen, paarweise in den Segmenten 10 und 11 liegenden Herzens von Onychochaeta windlei. Das Herz enthält Muskelfäden, die sein Lumen

„von Wand zu Wand durchziehen und eine kräftige Kontraktion der sonst nur mit spärlicher Muskulatur ausgestatteten kolossalen Herzen ermöglichen. Es sind schlanke, sich in Pikrokarmin gut färbende Fäden, denen stellenweise ein Kern angelagert ist. Sie gleichen durchaus den oben erwähnten Muskelfäden in der Typhlosolis von Tykonus peregrinus, auch darin, daß sich die dickeren Enden häufig in mehrere feinere spalten.“

Ein umfangreicher axialer Raum im Herzen bleibt frei von Muskelfäden.

„Die Grenze dieses axialen Raumes wird durch zahlreiche in der Längsrichtung verlaufende Muskelfäden markiert.“ „Von diesen Längsmuskeln strahlt eine zweite Gruppe senkrecht auf die Wandung des Herzens hin, die Gruppe der Radiärmuskeln. Eine dritte Gruppe erscheint auf Querschnitten durch das Herz in der Art von Sekanten zwischen zwei auf demselben Querschnitt liegenden Punkten der Wandung ausgespannt“,

doch so, daß sie immer außerhalb des zentralen freien Raumes liegen.

Von den erwähnten Muskelfäden im Blutraum der Typhlosolis von Tykonus peregrinus sagt MICHAELSEN, daß sie ihn als zarte Muskelbündel in dorso-ventraler Richtung durchziehen. Die Bündel entspringen als ziemlich dicke Stränge dorsal, zerteilen sich und gehen als zartes Strahlenbündel vornehmlich an die ventrale, spärlicher an die laterale Wand der Typhlosolis.

Im Jahre 1897 machten NUSBAUM und RAKOWSKI wichtige Mitteilungen über die Struktur des Rückengefäßes bei Enchyträiden. Sie haben die großen Fridericia-Arten: Fr. Ratzelii, Fr. striata und den Mesenchytraeus setosus näher untersucht. Ihre Befunde, die durch große und deutliche Abbildungen illustriert werden, sind folgende:

„Bei den großen Fridericia-Arten haben wir vor allem konstatiert, daß in dem Rückengefäße, das bekanntlich an seinem hinteren Ende in den, den Darmkanal umgebenden und von Endothelzellen begrenzten Blutsinus sich öffnet, zwei Abteilungen zu unterscheiden sind, nämlich: in der vorderen Abteilung ist das Rückengefäß ganz von der Darmwand getrennt. Es besitzt hier eine äußere Peritonealzellenschicht, seine eigene, nicht mit der Darmwand zusammenhängende, zirkuläre Muskelschicht und Endothel. In der hinteren, etwa die Hälfte ausmachenden Abteilung des Rückengefäßes geht nicht nur die Peritonealzellenschicht des Gefäßes, sondern auch die Muskulatur desselben kontinuierlich in die des Darmes über. Die zirkuläre Muskelfaserschicht beider Organe hat hier nämlich auf Querschnitten die Gestalt der Umrisse einer Sanduhr, wobei jedoch der untere den Darm umgebende Teil umfangreicher als der obere, d. h. dem Rückengefäß angehörende ist. — In der hinteren Hälfte des Rückengefäßes ist also das Lumen desselben in der Gegend der Medianebene des Körpers einzig und allein durch das Endothel von dem seinerseits mit Endothel ausgekleideten Blutsinus getrennt, während die Muskulatur des Gefäßes ununterbrochen in die des Darmes übergeht. — Während in dem vorderen Teile des Rückengefäßes nur die zirkuläre Muskelfaserschicht existiert, finden sich überdies in dem hinteren Teile desselben nach außen von der zirkulären Muskelfaserschicht auch einzelne longitudinale Muskelfasern, die ganz ähnlich aussehen wie die longitudinalen Muskelfasern des Darmes; sie sind aber am Blutgefäße in viel spärlicherer Anzahl vorhanden als am Darme. Sehr oft ist die zirkuläre Muskelfaserschicht vielfach gefaltet; in diesen Fällen kann man die außerordentlich zarte Endothelwand sehr gut beobachten. Von außen ist die Muskulatur des Gefäßes, wie bekannt, von den großen Peri-

tonealzellen umgeben, die in diejenigen des Darmes übergehen. — Den kontinuierlichen Uebergang der Muskulatur des Gefäßes in die des Darmes und das Vorhandensein der longitudinalen Fasern außer den zirkulären kann man besonders gut in dem hinteren, herzartig angeschwollenen Teile des Rückengefäßes auf Querschnitten beobachten. Noch weiter nach hinten geht das Endothel des Rückengefäßes ununterbrochen in das den Darmblutsinus auskleidende Endothel über. — Was nun das Endothel des Rückengefäßes anbetrifft, so ist dasselbe sehr platt: seine Zellen sind mit länglich-ovalen Kernen versehen. Die Zahl der Endothelzellen ist auf Querschnitten durch das Rückengefäß sehr gering; an den meisten Querschnitten haben wir nur 1 oder 2 Endothelzellen angetroffen, aber immer haben wir ein außerordentlich dünnes, von diesen Zellen ausgehendes Häutchen gesehen, welches das ganze Lumen des Gefäßes begrenzt und der zirkulären Muskulatur von innen anliegt."

Diese Darstellung, besonders auch die der Beziehungen der Wandungen des Rückengefäßes zu denen des Darmblutsinus, ist gewiß ausgezeichnet und sehr lehrreich. Aber mit Bezug auf das Endothel wage ich eine andere Ansicht zu äußern. Die außerordentlich zarte Endothelwand, die sich von der Ringmuskelschicht, wenn diese gefaltet ist, abgehoben hat, ist, wie ich vermute, der Umriß des koagulierten Blutes, das sich von der Gefäßwand zurückgezogen hat, und die vermeintlichen Endothelkerne sind Kerne oberflächlicher Blutzellen. Endothelien pflegen sich gewöhnlich nicht von ihrer Unterlage loszulösen, wohl aber ist es eine ganz allgemeine Erscheinung, daß man das koagulierte Blut mit scharfen Umrissen von der inneren Gefäßwand zurückgezogen antrifft.

Zieht man das Facit aus der vorstehenden Zusammenstellung der Beobachtungen über die Struktur der Gefäßwand der Oligochäten, so ergibt sich eine trostlose Verschiedenheit der Ansichten selbst in den wichtigsten Punkten. Glücklicherweise haben nun die neuesten, außerordentlich skrupulösen Forschungen von Bergh (1900) bedeutend mehr Licht gebracht. Diese mit den kombinierten Mitteln der vervollkommneten modernen Technik angestellten Untersuchungen, die eine Periode abzuschließen scheinen, reihen sich würdig an diejenigen an, mit denen der Altmeister Leydig sie inaugurierte. Ich hätte von meinem Standpunkte aus immerhin noch eine ausgiebigere Kontrolle durch die Schnittmethode und insbesondere eine größere Rücksichtnahme auf die Beziehungen der Gefäße zum Cölothel gewünscht.

Von meinen theoretischen Gesichtspunkten aus haben natürlich nicht alle Beobachtungsresultate Berghs das gleiche Interesse. So

interessiert mich die Beschaffenheit der Zellgrenzen weniger als die Aufeinanderfolge und histologische Bedeutung der verschiedenen Elemente resp. Schichten der Gefäßwand. Der folgende Auszug aus den Untersuchungen BERGHS ist von solchen Gesichtspunkten aus abgefaßt, also etwas einseitig.

Das Rückengefäß von Chaetogaster diaphanus und Stylaria proboscidea. Beide zeigen große Uebereinstimmung. 1) Beobachtung am lebenden Tier. Man bekommt ein ähnliches Bild, wie es schon VEJDOVSKY zeichnete.

„Man sieht als Wandung des Gefäßes eine scharf begrenzte innere Cuticula und dieser aufliegende sparsame Zellen mit kurzen Ausläufern."

Die Zellkörper springen nach außen vor und gehören nur der dorsalen Seite des Rückengefäßes an. Bei genauerer Beobachtung der Kontraktionen stellt sich heraus,

„daß nur die Dorsalwand und die freien, seitlichen Wandungen kontraktil sind; mit der Ventralwand ist das Gefäß dem Darmkanal fest angeheftet und scheint keine spezifischen Zellen in seiner Wandung zu haben."

Die Wandzellen zeigen keine Spur von Muskelstruktur. Die sie auf Silberpräparaten begrenzenden Silberlinien grenzen lateral an die Silberlinien des Peritonealepithels an und erweisen sich als bogenförmig.

„Dieselben stehen wie die Bogen im Croquetspièl in das intestinale Peritoneum als Boden eingepflanzt. Mit anderen Worten: die die Rückenwand und die Seitenwände des Rückengefäßes zusammensetzenden Zellen sind halbringförmig, und der (nicht kontraktile) Boden des Gefäßes wird von den Peritonealzellen des Darmes gebildet."

BERGH fährt dann fort, und ich bitte darauf zu achten:

„Es kann dies überraschend und etwas paradoxal erscheinen, daß zwei so verschiedenartige Elemente an der Bildung des Gefäßes beteiligt sind, oben und seitlich halbringförmige, kontraktile Zellen und unten, wo das Gefäß festliegt, platte, nicht kontraktile Zellen."

BERGH findet das aber weniger rätselhaft, wenn man die Ontogenie berücksichtigt.

„Die erste Anlage der zentralen Gefäße erscheint, soweit man sie kennt" (BERGH zitiert nur KOWALEVSKY und VEJDOVSKY), „einfach als eine Verdickung der Splanchnopleura, und das Lumen erscheint als Spalt zwischen äußerer und innerer Schicht derselben. Die äußere Schicht wird nun, denke ich, einfach in die Reihe der halbringförmigen, kontraktilen Zellen umgemodelt; die innere Schicht bleibt am Boden ziemlich unverändert bestehen ...." „Es findet

keine vollständige Ablösung vom Darmkanal und keine Umgebung der primitiven Gefäßwand mit sekundären Gewebsschichten statt. Merkwürdig ist nur, daß zwei so verschiedenartige Elemente wie die Peritonealzellen des Darmes und die kontraktilen Zellen an der Bildung der inneren Cuticula teilnehmen.“

2) Die Untersuchung von Schnitten bestätigte die angeführten Resultate.

Ich glaube, Bergh wäre zu einer anderen Deutung der Beobachtungsresultate gelangt, wenn ihm auch noch andere Untersuchungen, als die angeführten, über die Entwickelung des Rückengefäßes der Anneliden bekannt gewesen wären, und wenn er die Herzbildung bei anderen Abteilungen des Tierreiches, besonders bei den Arthropoden, Mollusken und Tunicaten zum Vergleich herbeigezogen hätte.

Meine Deutung ist folgende:

1) Das Rückengefäß ist ein mediodorsaler Rest des Darmsinus. (These 27, p. 198.)

2) Die halbringförmigen Zellen, die es dorsal und lateral begrenzen, sind kontraktile Cölothelzellen. Das erklärt das scheinbare Fehlen eines Peritonealendothelüberzuges, der ja sonst nirgends fehlt. (These 15, Al. 2, p. 195.)

3) Die Bezeichnung „innere Cuticula“ ist überall bei Bergh durch die Bezeichnung „Basalmembran des Cölothels“ zu ersetzen. (These 26, p. 198.)

4) Der Boden des Rückengefäßes wird nicht vom Peritonealepithel, sondern von der Basalmembran des Darmepithels gebildet. (These 28, p. 198.) In dieser Vermutung werde ich besonders durch den in Berghs Fig. 6 abgebildeten Querschnitt bestärkt. Die in Fig. 7 und 8 abgebildeten Längsschnitte sind nach meiner Vermutung nicht genau median geführt.

Daß die Wandzellen genau in der Mittellinie liegen, ist etwas auffällig. Verschwindet das dorsale Mesenterium sehr frühzeitig in der Ontogenie? Kommt die mediane Zellreihe so zu stande, daß zwei laterale Zellreihen mit ihren Elementen sich ineinander keilen, etwa wie bei der soliden, einreihigen, entodermalen Achsenzellsäule in den Tentakeln mancher Hydrozoen?

„Die kontraktilen Gefäßschlingen, welche im vorderen Körperteil Rücken- und Bauchgefäß miteinander verbinden“, zeigen nach Bergh „einen ähnlichen Bau wie das Rückengefäß, nur dadurch modifiziert, daß sie nicht dem Darme angeheftet sind, sondern frei in der Leibeshöhle verlaufen.“

Damit ist für mich ohne weiteres gesagt, daß an den Gefäßschlingen die halbringförmigen, kontraktilen Cölothelzellen ringförmig geschlossen sind, daß also die Schlingen, wie VEJDOVSKY sagte, aus durchbohrten Zellen bestehen. Nur ist das Lumen genetisch wohl nicht intracellulär, und die „innere Cuticula" ist in Wirklichkeit die zum Ringe geschlossene Basalmembran. In der Tat sagt BERGH, daß die Gefäßschlingen bestehen aus der inneren Cuticula und den derselben äußerlich anliegenden Zellen, deren Kerne immer nach außen, nie nach innen vorspringen.

Eine sehr wertvolle Beobachtung macht BERGH über die Kontraktionsweise der Gefäßschlingen:

„Wenn sich eine der kontraktilen Gefäßschlingen zusammenzieht, so besteht diese Kontraktion nicht einfach in einer Verengerung des betreffenden Gefäßes, sondern die Gefäßschlinge verkürzt sich zugleich."

Daraus geht hervor, was mit dem Fehlen einer besonderen Muskelstruktur im Einklang steht, daß die kontraktilen Gefäßzellen allseitig oder doch mindestens nach zwei entgegengesetzten Richtungen kontraktil sind.

Das nicht kontraktile, frei in der Leibeshöhle verlaufende Bauchgefäß besteht ebenfalls aus einer inneren, sehr deutlichen, homogenen Cuticula und derselben außen anliegenden Zellen, deren Kerne immer nach außen vorspringen. Die Zahl dieser Zellen ist sehr gering. Die Zellgrenzen sind unregelmäßige, ein- und ausgebuchtete Liniensysteme.

Zu dieser Beschaffenheit der Zellgrenzen, die vielfach wiederkehrt, möchte ich mir hier schon die Bemerkung erlauben, daß sie die bei Endothelzellen allgemein verbreitete ist. Das stimmt gewiß auch mit der Auffassung, die in den Wandzellen der Gefäße Cölothelzellen erblickt.

Tubificiden. BERGH hat eine wahrscheinlich neue Form untersucht.

Das Rückengefäß zeigt in seinen vorderen, dem Darm angehefteten Verlauf den gleichen Bau wie dasjenige von Chaetogaster und Stylaria.

„Der allervorderste Teil des Rückengefäßes liegt bei dieser Art frei in der Leibeshöhle und besteht aus ganz ringförmigen Zellen. Nun ist es aber sehr auffallend, daß der größere hintere Abschnitt des Rückengefäßes einen wesentlich verschiedenen Bau hat. Während der vordere Teil vom Peritoneum des Darmes gänzlich unbedeckt ist, ist dasselbe über den hinteren Teil des Gefäßes emporgewuchert."

Die einzelnen Peritonealzellen bestehen aus einer durchsichtigen Basalplatte und dem aus dieser hervorragenden, kernhaltigen Zellkörper. Die Basalplatten stoßen in wenig ein- und ausgebuchteten Zellgrenzen aneinander.

„Innerhalb dieser sekundären Peritonealhülle liegen nun nicht die oben erwähnten halbringförmigen, kontraktilen Zellen, sondern echte Muskelfasern mit der typischen ‚doppelten Schrägstreifung‘, d. h. mit echten, spiralig laufenden Muskelfibrillen. Diese Muskelfasern sind schmal und bandförmig — sie können verzweigt sein — und stoßen nicht aneinander, sondern liegen ziemlich weit voneinander entfernt.“

Folgende weitere Beobachtung ist sehr wichtig:

„In einem Exemplar, das ein langes, regeneriertes Hinterende hatte, war in demselben das Rückengefäß noch nicht von den Peritonealzellen umwachsen, sondern erschien wie im vorderen Teil; Muskelfasern und Peritonealhülle waren darin absolut nicht zu erkennen. Die Ausbildung dieser Teile erweisen sich also hierdurch aufs klarste als sekundäre Vorgänge.“

Zu diesen Beobachtungen habe ich folgendes zu bemerken:

1) Der Umstand, daß das Rückengefäß am vordersten Ende ganz frei verläuft, während es im übrigen Körper wie ein Trog, die Oeffnung nach unten, dem Darme aufsitzt, erinnert auffällig an das Verhalten derjenigen zahlreichen Anneliden, bei denen das Rückengefäß sich von einem Darmsinus abschnürt.

2) Daß die Halbringe im freien vorderen Abschnitte geschlossen sind, stimmt mit meinen theoretischen Ansichten. (These 28.)

3) Es wird nicht ausdrücklich gesagt, daß die Muskelfaserschicht eine gesonderte Zellschicht ist. Muskelkerne werden nicht erwähnt. Es könnte sich also auch um eine einzige, als Epithelmuskelschicht entwickelte Cölothelzellenlage handeln.

4) Daß die Peritonealzellen über das Rückengefäß emporwuchern, ist eine bloße Vermutung, der ich die andere entgegenstelle, daß die beschriebene komplizierte Gefäßstruktur, die auch ich für sekundär halte, in situ entstanden ist, entweder 1) durch Delamination der anfänglich einfachen Cölothelzellenlage. Diesen Modus, welcher der Differenzierung des somatischen Cölothels in Körpermuskulatur und Peritonealepithel entspricht, vermute ich für den wahrscheinlicheren Fall, daß die Muscularis eine besondere Zellschicht darstellt. Oder es ist die kompliziertere Struktur 2) durch Differenzierung von Muskelfibrillen an der dem Gefäßlumen zugekehrten Basis der embryonalen Cölothelzellen entstanden, also ebenfalls in situ.

Die kontraktilen Gefäßschlingen bestehen auch bei Tubifex aus aneinander gereihten kurzen und dünnen kontraktilen Röhrenzellen ohne Muskelstruktur.

„Ein peritonealer Ueberzug fehlt diesen Gefäßen (wie auch dem Bauchgefäß und seinen Seitenästen) vollkommen."

Natürlich, sage ich, fehlt er! Die Wandzellen der Gefäßschlingen sind ja selbst die Peritonealzellen!

Am Bauchgefäß sind die Grenzlinien der Wandzellen ganz außerordentlich aus- und eingebuchtet.

Enchyträiden. Pachydrilus, wahrscheinlich P. fossarum. Der vordere, frei in der Leibeshöhle verlaufende Teil des Rückengefäßes zeigt denselben Bau wie bei Tubifex. Der darauf folgende angeheftete zeigt zunächst halbringförmige, kontraktile Zellen oben und Peritonealzellen unten. Weiter nach hinten aber erkennt man, wie einzelne Peritonealzellen (Chloragogenzellen) des Darmes sich an der Gefäßwand emporschieben, und noch weiter nach hinten bilden sie eine unvollkommene, äußere sekundäre Umhüllungsschicht (Tunica adventitia, Leydig) derselben. Wenn es sich wirklich um ein aktives Emporwandern der Peritonealzellen handelt, so stimmt das wenig mit meinen theoretischen Ansichten. Nach Bergh sind hier wahrscheinlich einzelne wirkliche Ringmuskelfasern zwischen Cuticula und Peritonealepithel vorhanden; doch möchte er sich darüber nicht zu positiv aussprechen. Auch die Angabe bereitet meiner Theorie Schwierigkeiten, daß Bergh in Uebereinstimmung mit Vejdovsky den Blutsinus zwischen den Muskelschichten des Darmes gelegen sein läßt. Als innere Begrenzung finde sich wohl auch hier die Cuticula.

Die kontraktilen Verbindungsgefäße und das Bauchgefäß sind wie bei der untersuchten Tubifex-Art gebaut.

Lumbriciden. Bergh faßt seine Untersuchungsresultate zusammen, wie folgt:

„Allen Gefäßen gemeinsam ist die innerste Schicht, eine nach innen wie nach außen scharf begrenzte, in den größeren Gefäßen ziemlich starke, durch Säurefuchsin kräftig sich färbende, zellenlose, homogene Bindegewebsmembran; an ihrer Innenseite sind keine Zellen oder Kerne vorhanden (mit Ausnahme der Klappen in den kontraktilen Gefäßen). Dieser ‚Leydigschen Intima' liegt außen ein Bindegewebe auf, welches in den größeren Gefäßen zahlreiche Zellen enthält und in den nicht kontraktilen Gefäßen meistens geformte, ringförmig angeordnete, faser- oder bandartige Ge-

bilde erkennen läßt. In den kontraktilen Gefäßen ist eine Schicht kräftiger, zirkulär verlaufender Muskelfasern in dieses Bindegewebe eingelagert; außen folgt noch in den frei verlaufenden Gefäßen eine Peritonealschicht, die in verschiedener Weise ausgebildet sein kann. Von der von mehreren Autoren behaupteten Existenz von Längsmuskeln in den kontraktilen Gefäßen ist nirgends die Rede; von einem ‚Endothel' könnte höchstens in der einen Art der ganz kleinen Gefäße in den Segmentalorganen geredet werden, indem die Bindegewebszellen hier Basalplatten zu entwickeln scheinen, mittelst derer sie aneinander stoßen; indessen auch hier findet sich innerhalb derselben die scharf begrenzte Leydigsche Intima. Und sonst kann nirgendwo in den Gefäßen ein Endothel oder inneres Epithel nachgewiesen werden. Was die Autoren als solches beschrieben haben, sind der Intima anhängende Blutkörperchen (vielleicht auch Zellen der Klappen), oder es sind als Zellgrenzen die Grenzen zwischen den nicht zelligen faser- oder bandartigen Gebilden im Bindegewebe aufgefaßt worden."

Zu diesen Befunden habe ich folgende Bemerkungen zu machen:

1) Bezüglich der Intima möchte ich wiederholen, daß sie meiner Meinung nach eine Art Basalmembran des Cölothels darstellt. Damit stimmen meiner Ansicht nach auch einige Lumbricus riparius betreffende speziellere Angaben von Bergh. So sagt er z. B. p. 604, daß man aus Fig. 7 ersehe,

„wie die bindegewebige Grundmembran eines Dissepiments in die Innenmembran des Rückengefäßes sich unmittelbar fortsetzt".

2) Das Bindegewebe, das auf die Intima nach außen folgt und welchem in den kontraktilen Gefäßen die Ringmuskelfasern eingelagert sind, ist nach meiner Vermutung so zu deuten: Bei der Delamination der einfachen embryonalen Cölothelgefäßwand differenziert sich die basale, dem Lumen des kontraktilen Gefäßes zugekehrte Zelllage zu zwei verschiedenen Zellelementen, nämlich erstens zu den Muskelfasern und zweitens zu den Matrixzellen der Basalmembran. Die letzteren würden das Berghsche Bindegewebe darstellen. Auch Bergh betrachtet die Leydigsche Intima als eine verdichtete Bindegewebsmembran, die wohl jedenfalls den genannten Bindegewebszellen ihren Ursprung verdanke.

3) Was die zirkulären Fasern im Bauchgefäß, das niemals kontraktil sein soll, betrifft, so hat die Berghsche Auffassung derselben als Bindegewebsfasern von Anfang an starke Zweifel in mir wach gerufen und bezüglich der fehlenden Kontraktilität möchte

ich zunächst bemerken, daß, wie ich in BEDDARDS Monographie lese, Phreoryctes eine Ausnahme machen soll. Nach HARRINGTON (1899) soll aber auch das Bauchgefäß des Regenwurms pulsieren, allerdings seien die Pulsationen „never so well marked as in the dorsal".

Ich ersuchte nun Herrn Dr. HESCHELER, der mit der Histologie der Lumbriciden sehr genau vertraut ist, die Struktur des Bauchgefäßes einer Nachuntersuchung zu unterziehen. Herr HESCHELER stellt mir nun gütigst folgende Zusammenfassung seiner Untersuchungsresultate zur Verfügung:

BERGH sagt p. 607 bei Beschreibung des Bauchgefäßes der Lumbriciden, daß es einen sehr ähnlichen Bau zeige wie die von ihm vorher besprochenen Seitenäste des Rückengefäßes. Diese unterscheiden sich nach ihm von dem Rückengefäß selbst hauptsächlich durch den Mangel einer Muskelschicht. Querstreifung, welche an diesen Seitenästen des Rückengefäßes festzustellen ist, rührt von bandförmigen Gebilden her, welche der Intima außen anliegen und nach BERGH als geformte Bindegewebsgrundsubstanz betrachtet werden müssen. Dasselbe gelte nun auch für das Bauchgefäß. „Die bandartigen Gebilde färben sich bei Anwendung der VAN GIESON-HANSENschen Methode ganz hellrosa, sind also wohl nicht protoplasmatischer Natur, wie auch ihrem morphologischen Verhalten nach kaum zu vermuten wäre."

Ich habe mit derselben Methode (Hämatoxylin-Säurefuchsin-Pikrinsäure) eine Reihe von sagittalen Längsschnitten durch Stücke von Helodrilus (Allolobophora) caliginosus SAV. und H. longus CLDE. behandelt und stets dasselbe Resultat erhalten, das mit dem von BERGH beobachteten durchaus nicht stimmt. In allen Fällen färbten sich diese bandförmigen Elemente deutlich intensiv gelb. Sie verhielten sich genau so wie die unzweifelhaften Muskelfasern. Daß die Färbung gelungen war, ließ sich in allen Teilen des Schnittes feststellen, überall Bindegewebe rosa oder rot, Muskulatur gelb. Von der stark rot gefärbten Intima des Bauchgefäßes hoben sich die gelben Fasern mit aller Schärfe ab. Sie zeigten ganz das Verhalten, das BERGH von den unzweifelhaften Ringmuskelfasern des Rückengefäßes beschreibt. Auch bei anderen Tinktionsmethoden zeigen diese Gebilde Uebereinstimmung mit echten muskulären Elementen, so z. B. nach Anwendung der Chromhämatoxylinmethode, wo Muskelfasern grau, in der Farbe einer Bleistiftzeichnung, Bindegewebe dagegen violett erscheinen.

Es ließen sich auch in einigen Fällen zugehörige Kerne auf-

finden, die ganz den Charakter der Kerne tragen, wie sie Bergh als zu den Quermuskelfasern des Rückengefäßes gehörend beschreibt: hell, bläschenförmig, mit großem Nucleolus, viel größer als die dunkeln, mit stark entwickeltem Kerngerüst versehenen Bindegewebskerne.

Es besteht somit kaum ein Zweifel, daß das Bauchgefäß der Lumbriciden einen ähnlichen Bau zeigt wie ihr Rückengefäß, insbesondere, daß auch am Bauchgefäß zwischen peritonealer Umhüllung und Intima eine Schicht von Ringmuskelfasern vorkommt.

Im übrigen kann ich die Angaben von Bergh, soweit ich sie nachgeprüft habe, bestätigen. Mit seiner Behauptung, daß ein inneres Epithel oder Endothel in den Gefäßen fehle, hat er sicherlich recht. Wo ein solches durch an der Intima adhärierende Blutzellen vorgetäuscht wird, läßt sich bei genauerer Untersuchung diese Täuschung leicht feststellen. Wie er p. 605 beschreibt, ist häufig zu konstatieren, daß in den Fällen, in denen sich die Blutflüssigkeit von der Wand der Gefäße zurückgezogen hat, mit dieser gewöhnlich auch die Kerne sich zurückziehen, so daß zwischen ihnen und der Intima des Gefäßes ein deutlicher Spaltraum liegt. Besonders instruktiv sind Fälle, wie folgender. Der Wand des Gefäßes liegt ein Kern an, umgeben von einem Teile der Blutflüssigkeit, welch letztere nun gegen das Lumen des Gefäßes zu unregelmäßig zackige Begrenzung zeigt; diese Grenzlinie paßt aber ganz genau zu der der nächstliegenden Partie der Blutflüssigkeit im Innern des Gefäßes. Kein Zweifel, daß hier ein Riß stattgefunden hat und der Kern resp. die Blutzelle mit etwas Blutflüssigkeit an der Intima zurückgehalten wurde. Von solchen Bildern bis zu anderen, die ein Endothel innerhalb der Intima vortäuschen, lassen sich aber alle möglichen Uebergangsstadien nachweisen.

So weit Hescheler. Ich fahre nun in der Diskussion der Berghschen Befunde fort.

4) Bergh macht wiederholt darauf aufmerksam, daß nur Gefäße mit peritonealer Hülle mit Muskelfasern versehen sind. Das ließe aber doch einen innigeren genetischen Zusammenhang zwischen Peritoneum und Gefäßmuskulatur vermuten, wie er nach meiner Ansicht auch wirklich besteht. Die Ausbildung einer Muskulatur im Cölothel war vielleicht gerade ein mitbedingendes Moment für das Eintreten der Delamination, die Sonderung des Cölothels in ein Peritonealepithel und eine Muscularis.

Man wird mir die Schlußbemerkung zu gute halten, daß die Berghsche Untersuchung fast in allen Punkten mir als eine

eklatante Bestätigung der theoretischen Ansichten, zu denen ich gelangt war, erscheinen mußte.

Durch die Untersuchungen von BERGH ist aber die Endothelfrage immer noch nicht im Sinne der Nichtexistenz eines inneren Gefäßepithels erledigt. Denn abgesehen davon, daß HESCHELER das von CLAPARÈDE beobachtete Vorkommen eines inneren Epithels bei Spirographis bestätigt hat, ist soeben in CAMILLO SCHNEIDER ein Verteidiger der Ansicht von der Existenz eines Endothels in den größeren Gefäßen des Regenwurms erstanden. Immerhin handelt es sich um ein diskontinuierliches Epithel, vielleicht um ein Pseudoepithel im Sinne der These 16.

KARL CAMILLO SCHNEIDERS Beobachtungen beziehen sich auf Eisenia (Lumbricus) rosea SAV. und sind in seinem sehr verdienstvollen „Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere" (1902) niedergelegt.

Nach SCHNEIDER sind

„alle größeren Gefäße, Arterien und Venen, mit einem Vasothel (Endothel) ausgestattet, das aus locker gestellten, entsprechend der Längsachse der Gefäße längs ausgezogenen, spindeligen oder verästelten, Zellkörpern mit platten und schmalen, gleichfalls längsgestreckten, Kernen besteht, die wohl meist nicht dicht aneinander schließen und derart eine von Lücken durchbrochene dünne Zellschicht bilden, in der durch Versilberung keine Zellgrenzen nachzuweisen sind. In den Kapillaren scheint ein Endothel gewöhnlich zu fehlen. An den Klappen des Dorsalgefäßes sind die Endothelzellen zu langen, radial gestellten Elementen umgeformt, die insgesamt zwei seitliche, opponiert gestellte, halbmondförmige, dicke Platten bilden, welche mit freiem Rande schräg in das Gefäßlumen vorspringen. Wir finden Klappen dicht hinter der Einmündung der ektosomatischen Schlingen ins Rückengefäß im Innern des letzteren, welche einen Rückstrom des Blutes verhindern. Ferner zeigt jedes vom Darm kommende Gefäß an der Einmündungsstelle eine Klappe, welche es verhindert, daß vom Rückengefäß Blut in die Darmgefäße strömt."

„Das Endothel liegt einer Grenzlamelle (Intima) auf, die am kontrahierten Rückengefäß deutlich in hohe längsverlaufende Falten gelegt ist, in deren Furchen man die Endothelzellen wahrnimmt. Sie besteht aus dichter Bindesubstanz, die sich mit der VAN GIESON-Färbung rötet und nirgends die Charaktere echt elastischen Gewebes zeigt. Am dorsalen Gefäß erscheint sie als Bildungsprodukt besonderer verästelter Bindezellen (BERGH), die ihr außen, zwischen den Muskelfasern, anliegen. An den übrigen Gefäßen ist sie abzuleiten von epithelartig in ihrem Umkreis gelagerten Zellen, die am Bauchgefäß und an allen Arterien kontraktiler, an den Venen und

Kapillaren nicht kontraktiler Natur sind und ganz allgemein als Wandungszellen bezeichnet werden sollen. Die nicht kontraktilen Wandungszellen, von BERGH irrtümlicherweise als Endothelzellen aufgefaßt, bilden umfangreiche, der Intima innig aufliegende Platten mit undeutlicher Sarkstruktur, denen außen helle, nur wenig abgeplattete, meist deutlich vorspringende Kerne innerhalb geringer Sarkreste von mannigfaltiger Form anhaften, die von den Platten nicht gesondert werden können. Die Kontur der Platten tritt bei Versilberung scharf hervor und zeigt ziemlich regelmäßige Form. An den kontraktilen Wandungszellen sind die Platten weit minder regelmäßig begrenzt, derart, daß die durch Versilberung hervortretenden Konturen vielfach gewunden verlaufen. In den Platten selbst treten zirkulär verlaufende, zu Bändern angeordnete Fibrillen hervor, die sich mit Eisenhämatoxylin schwärzen und durch deren Ausbildung die gebuchtete Zellkontur bedingt erscheint. An den Nephridien kann man Wandungszellen beider Arten studieren; die Gefäße mit reich gewundenen Silberlinien entsprechen den Arterien, die anderen den Venen (EBERTH). Vor allem am Bauchgefäß, aber auch an den arteriellen Schlingen, sind die Fibrillen deutlich quergestreift; dieser Befund stellt außer Zweifel, daß es sich um Muskelfibrillen (— nach BERGH sollen es, gleich der Intima, bindegewebige Bildungen sein —) handelt, was ferner auch daraus hervorgeht, daß bei niederen Oligochäten auch das Rückengefäß teilweise den gleichen Bau aufweist. Somit sind beim Regenwurm alle Gefäße mit Ausnahme der kleineren Venen und der Kapillaren kontraktil. Am wichtigsten kontraktilen Gefäß (Rückengefäß) fehlen die Wandungszellen, und es kommen dafür typische, glattfaserige (nach BERGH doppelt schräg gestreifte) Muskelfasern vor, denen die Kerne in einem unscheinbaren Zellkörper anliegen. Man findet eine innere Ring- und eine äußere Längsmuskulatur, die beide einschichtig entwickelt sind.

Die frei im Cölom verlaufenden Gefäße sind von einem platten Cölothel überzogen, das dorsal und lateral am Rückengefäß, sowie an den angrenzenden freien Abschnitten der Darmgefäße, als Chloragogengewebe entwickelt ist."

Leider sagt uns der Verfasser nicht, was zu erfahren von Wichtigkeit wäre, ob es auch solche frei verlaufende Gefäße mit nicht kontraktilen Wandzellen gibt, die außer den Wandzellen noch einen besonderen Cölothelüberzug besitzen. Ich habe Grund, zu vermuten, daß solche Gefäße nicht existieren.

SCHNEIDER polemisiert gegen BERGH, welcher behaupte, daß ganz allgemein bei den Anneliden ein Endothel fehlen soll, und welcher die von ihm (SCHNEIDER) als Endothel (Vasothel) in Anspruch genommenen Zellen „als innere Bindezellen oder als Blutzellen, die sich an die Intima angelegt haben", deute. SCHNEIDER sagt:

„Indessen ist die Anordnung und Ausbildung der betreffenden Zellen auch an kleineren Gefäßen (sowohl Arterien als Venen) eine so charakteristische, daß unbedingt von einem Endothel gesprochen werden muß, das z. B. bei den Hirudineen (siehe dort) eine bemerkenswerte Beschaffenheit annimmt. Eine Beziehung des Endothels zu den Blutzellen soll nicht bestritten werden; es könnte aber eher das Endothel als Bildungsherd von Blutzellen aufgefaßt werden, wofür z. B. auch die Befunde bei den Nemertinen sprechen. Schon die Anwesenheit der Klappen und des bei vielen Anneliden vorkommenden Herzkörpers, der eine Endothelwucherung repräsentiert, setzt die Anwesenheit eines Endothels voraus."

Demgegenüber ist zu bemerken, 1) daß die angezogenen Gefäße der Hirudineen — es handelt sich um Hirudo medicinalis — überhaupt keine Gefäße, sondern kanalartige Abschnitte (Sinusse) des echten Cöloms sind, denen als solchen ein echtes Cölothel zukommt, und 2) daß ich der Auffassung der Klappen als Gefäßendothelwucherungen die andere gegenüberstelle, daß sie cölexotropische Produktionen des Cölothels sind.

C. Hirudinea.

Auch in dieser Abteilung muß ich bis auf Leydigs klassisches Lehrbuch der Histologie (1857) zurückgehen, in welchem drei Schichten der Wand der kontraktilen Gefäße der Anneliden als Intima, Muscularis und Adventitia beschrieben werden.

„Die Muscularis hat Ring- und Längenmuskeln (Hirudo z. B.), die aber beide nicht streng zirkulär und longitudinal verlaufen, sondern an Flechtwerke erinnern. Die Fasern der Ringmuskeln sind breiter als die der Längsmuskeln. Zu äußerst kommt eine weiche bindegewebige Hülle (Adventitia) mit einzelnen Kernen und ist öfters pigmentiert, z. B. an den Stammgefäßen bei Haemopis."

Bei nicht kontraktilen Gefäßen fehlt die Muscularis, während die Intima, z. B. am Bauchgefäß von Piscicola von ziemlicher Dicke ist.

„Am Bauchgefäß von Clepsine und Piscicola bemerkt man noch die Eigentümlichkeit, daß nach der Länge des Gefäßes ein längsgestreiftes Band zieht, gegen welches sich die Intima in feinere und gröbere Ringfalten legt, wodurch das ganze Gefäß einem Stück des Grimmdarmes der Säugetiere ähnelt. Bei Clepsine sind zwei solche einander gegenüberstehende Ligamenta zugegen. Ein Epithel des Gefäßlumens fehlt."

Erwähnenswerte Angaben über die Struktur der Gefäßwand der Hirudineen finde ich seit Leydig erst wieder bei Oka (1894), der sie bei Clepsine studierte.

„Sämtliche Gefäße sind mit einer Wandung versehen. Wo das Gefäß frei in einer Lakune liegt, wird die Wand aus zwei Schichten gebildet, einer äußeren, bindegewebigen und einer inneren, epithelialen, während an solchen Stellen, wo das Gefäß der Bindegewebsmasse eingelagert ist, die erstere Schicht natürlich wegfällt.“

Die dicksten Wandungen haben die kontraktilen Kammern des Rückengefäßes. Ein Schnitt durch eine solche zeigt folgendes:

„Nach außen sieht man eine dünne Schicht von bindegewebiger Substanz, in welche eine Anzahl von Kernen eingelagert ist. Diese Schicht ist nichts anderes als die Fortsetzung von gewöhnlichem Bindegewebe des Körpers. Weiter innenwärts von dieser Schicht findet sich eine zweite, die eigentliche Wand des Blutgefäßes. Sie ist verhältnismäßig sehr dick und besteht aus Zellen, welche je mit einem großen runden Kern versehen sind. In diesen Zellen eingebettet sieht man eine Masse von faseriger Substanz, welche offenbar regelmäßig angeordnet ist und wahrscheinlich die Kontraktion der Kammern verursacht. In der ganzen Länge des Dorsalgefäßes konnte ich keine andere Schicht auffinden und da es keine besondere Muskelhülle gibt, so scheint es, daß die innere Schicht, d. h. die Wand des Gefäßes selbst kontraktil ist.“

Im Ventralgefäß ist die innere Schicht bei weitem nicht so dick, wie im Rückengefäß.

Ich muß gestehen, daß mich sowohl die Beschreibung als die Abbildung (Fig. 29, Taf. V) in Verlegenheit setzen. Die äußere Schicht von Bindegewebe kann zwar als Peritonealepithel gedeutet werden, denn die Gefäßstämme liegen bei Clepsine in Cölomsinussen. Aber mit der inneren kontraktilen Zellenlage mit den großen eingebetteten Kernen und der undeutlich faserigen Substanz im Innern kann ich bei Hirudineen nichts anfangen. Von meinem theoretischen Standpunkte aus wäre zu erwarten, daß die innere Wand aus Muskelfasern besteht, die mit denen in der Darmwand übereinstimmen, also aus echten Röhrenfasern.

In seiner vorläufigen Mitteilung über die interessante, borstentragende Hirudineenform Acanthobdella peledina sagt A. Kowalevsky (1896), daß die Wandung des Rückengefäßes im vorderen Körperteil große Muskelzellen enthalte, deren Kerne Vorsprünge in den Hohlraum des Gefäßes hinein verursachen.

Sehr interessant sind die Resultate, zu denen H. Bolsius 1896 beim sorgfältigen cytologischen Studium der „glande impaire de l'Haementeria officinalis“ gelangt. Sie fallen um so mehr ins Gewicht, als von einer Voreingenommenheit, was die Gefäßstruktur anbetrifft, bei Bolsius nicht die Rede sein kann, denn

er wußte nicht, daß die „glande impaire", die er für eine über dem Rüssel liegende und in die Rüsselscheide einmündende Drüse hielt, in Wirklichkeit, wie KOWALEVSKY einwandfrei gezeigt hat, der von ihm als Herz bezeichnete, stark muskulöse, vordere Teil des Rückengefäßes ist.

Nach BOLSIUS ist die Lichtung der vermeintlichen Drüse intracellulär. Im Protoplasma der mufförmigen Zelle, die das Lumen beherbergt, liegt an einer Stelle der große bläschenförmige Kern. Um den Kern herum liegt eine in zirkulärer Richtung gestreckte Zone feinkörnigen Protoplasmas. Der ganze übrige Teil der sehr dickwandigen Zelle ist faserig und zwar verlaufen die Fasern fast ausschließlich zirkulär. Freilich sollen daneben auch noch radiäre und sogar longitudinale vorkommen, doch lassen mich die Figuren gänzlich daran zweifeln. Für BOLSIUS nämlich handelt es sich um eine retikuläre Plasmastruktur, in welcher die zirkulären Elemente nur prädominieren.

„Mais dans notre objet, il semble, que dans toutes les couches du réticulum général c'est l'élément circulaire qui est toujours prépondérant. L'élément radial y est assez fort aussi (man sieht auf den Querschnitten nichts davon), quoique moins apparent, mais les trabécules à direction longitudinale y sont à peine distinctes."

Die Muffzelle ist außen von einer scharf abgegrenzten Membran „d'une finesse extrême", innen von einer dickeren, doppelt konturierten Haut begrenzt. Außen ist die vermeintliche Drüse von einer bindegewebigen Propria ausgekleidet, welche gewiß das Peritonealepithel darstellt.

In Wirklichkeit stellt offenbar jede Muffzelle eine ringförmig geschlossene dicke Röhrenmuskelzelle dar, deren Rindenschicht in Fibrillen kontraktiler Substanz differenziert ist, während in der Achse das Bildungsplasma mit dem großen Kern zurückbleibt.

Das Drüsensekret, welche das Lumen der vermeintlichen Drüse und ihres Ausführungsganges erfüllt, enthält nach BOLSIUS lymph- oder blutkörperchenähnliche Zellen. Die Abbildung 3 zeigt solche Zellen, an einer Stelle der inneren Wand des Organes in einer Schicht anliegend, die ein Endothel-Enthusiast, wenn es sich um ein Gefäß handeln würde, und es handelt sich ja um ein solches, für ein Endothel halten würde. BOLSIUS, unbefangen wie er ist, hält die betreffende Schicht gewiß mit Recht für ein Koagulum mit eingeschlossenen Blutkörperchen.

In seinen Ichthyobdelliden-Untersuchungen macht Jo-

HANSSON (1896) auch Angaben über die Blutgefäßstruktur. Ich referiere im wesentlichen über die schwedisch geschriebene Abhandlung und schalte das in der deutschen Hinzugefügte ein. Die Wand des Rückengefäßes besteht aus einer sehr dünnen Membran, in welcher man nur sehr selten Kerne entdecken kann. Da, wo das Rückengefäß ganz oder teilweise frei im dorsalen Sinus liegt, kommt zu dieser Wand noch eine äußere Membran mit Kernen hinzu, die aber die Wand des dorsalen Sinus ist (d. h. Peritonealepithel). Bei allen untersuchten Arten finden sich Ringmuskelfasern. Bei Abranchus treten dieselben an zerstreuten Stellen auf und immer so angeordnet, daß unmittelbar nacheinander zwei dünne Muskelfasern folgen, welche zusammen den Kanal umfassen, je eine von jeder Seite, wobei sie also sehr schmale Muskelringe bilden, die gewöhnlich in großen Abständen voneinander gelegen sind.

Die Abbildung Fig. 51 zeigt deutlich, daß die Muskelringe selbst ausschließlich die ganze Gefäßwand da bilden, wo daß Gefäß nicht in einem Cölomsinus liegt. Die Anordnung der Muskelringe wäre also ungefähr die von zwei Siegelringen, die man so aneinander legt, daß bei dem einen die zum Siegel verdickte (in unserem Falle den Kern enthaltende) Stelle nach rechts, in dem anderen nach links gerichtet ist.

JOHANSSON fährt fort: Bei Piscicola hingegen, und ganz besonders deutlich bei den beiden Callobdella-Arten, entbehrt das Rückengefäß in der Hodenregion des Körpers vollkommen des Muskelbelages, ausgenommen vorn in jedem Segment, wo es von einem ziemlich kräftigen Ringmuskel, der aus mehreren Fasern besteht, umgeben ist.

Hierzu findet sich in der deutschen Arbeit die wichtige, auch durch Abbildungen belegte Ergänzung:

„Nur vorn in jedem Segment wird das Gefäß von einem aus wenigen halbkreisförmigen Muskelzellen bestehenden Ringmuskel umgeben."

Wie die Abbildung zeigt, ist jede Muskelzelle schmal halbmondförmig. Die Zellen liegen symmetrisch rechts und links und ergänzen sich zu Ringen, die Kerne liegen in den Seitenlinien. Die ganze Anordnung erinnert auffallend an die Herzstruktur vieler Arthropoden.

Im Vorderkörper hingegen ist die Wand des Rückengefäßes „von einer zusammenhängenden Muskelschicht umgeben, die aus dicht aneinander liegenden halbkreisförmigen Ringmuskelzellen besteht".

Betrachtet man die hierzu gehörige Figur 3, so ergibt sich sofort, daß die JOHANSSONsche Ausdrucksweise etwas ungenau ist; es muß entweder heißen: die Wand des Rückengefäßes etc. wird von einer . . . Muskelschicht gebildet (nicht umgeben!) oder: das Lumen wird von einer solchen Muskelschicht umgeben! Denn außer den Muskelhalbringen kommt in der Wand des Gefäßes nichts vor.

Interessant ist das Verhalten der Gefäßwand in der Blinddarmregion, wo das Gefäß durch bald enge, bald weite Oeffnungen mit dem Darmblutsinus in Verbindung steht. Text und Abbildungen belehren uns darüber, daß es ein Teil der Ringmuskulatur des Darmes resp. des Darmblutsinus ist, welcher die Wand des hier noch unvollständig gesonderten Rückengefäßes darstellt.

Im Anschluß an diese Darstellung des Rückengefäßes möchte ich auf gewisse Beziehungen desselben zum dorsalen Cölomsinus hinweisen. Wo das Rückengefäß vollständig geschlossen ist, muß sein Lumen nach der Theorie anfänglich ein Spaltraum zwischen den beiden Lamellen des dorsalen Mesenteriums gewesen sein, welches das rechte Cölom vom linken über dem Darm trennte. Von diesem Gesichtspunkte aus ist es wichtig, zu erfahren, daß der Dorsalsinus bei den Ichthyobdelliden durchaus nicht durchgängig unpaar ist, so daß das Rückengefäß frei in ihm verlaufen würde. An gewissen Stellen ist er deutlich paarig und hier liegt das Rückengefäß resp. sein Lumen zwischen den medialen Wänden der paarigen Sinusse (Fig. 4, 6, 8 der deutschen Arbeit, Fig. 3, 84 und 85 der schwedischen). In Fig. 7 wird es ventralwärts frei, indem sich die beiden seitlichen Sinusse unter Schwund des trennenden Mesenteriums unter ihm ineinander öffnen; wenn das nämliche auch dorsalwärts geschieht, kommt es ganz frei in den unpaar gewordenen Rückensinus zu liegen, behält aber seine vom Sinus entlehnte Wand bei.

Diese Verhältnisse scheinen mir besonders deshalb auch eine große Bedeutung zu haben, weil sie geeignet sind, Licht zu werfen auf ähnliche Vorkommnisse in anderen großen Abteilungen des Tierreichs; ich habe dabei hauptsächlich den Dorsalsinus und das Rückengefäß der Mollusken und den Bauchsinus mit dem Bauchgefäß der Tunicaten im Auge; nur heißt der Sinus hier Perikard und das kontraktile Gefäß Herz!

Von den Gefäßschlingen im vorderen Körperteil sagt JOHANSSON, daß ihre Wand hier und da stark verdickt sei und

Kerne enthalte. Die Abbildung eines Querschnittes erinnert etwas an die der Querschnitte der Oligochätengefäßschlingen mit intracellulärem Lumen, nur daß beim Egel (Abranchus) der Zellkörper gegen das Lumen vorspringt.

Von der Bauchgefäßwand entwirft Johansson folgende Schilderung. Sie ist immer dicker als im Rückengefäß und besteht an den Stellen, wo das Gefäß im Ventralsinus liegt, aus 2 Schichten, von denen die äußere Sinuswand und nur die innere eigentliche Gefäßwand ist. Der ganzen Länge des Kanals entlang sieht man seitliche Verdickungen der Wand, bisweilen gehören beide der äußeren Schicht an, bisweilen die eine der äußeren und die andere der inneren, bisweilen wieder beide der inneren. In diesen Verdickungen finden sich Kerne (d. h. in jeder je ein Kern), in der äußeren oft auch eine gesonderte Membran.

Muskelfasern kommen in der Regel in der Wandung des Bauchgefäßes nicht vor. Bloß bei Platybdella anarrhichae scheint dieses Gefäß in seiner vorderen Hälfte mit einem kräftigen Muskelbelag versehen zu sein. Leider gibt Verf. hierzu keine Abbildung.

Aus naheliegenden Gründen möchte ich vermuten, daß die Halbringe der inneren Schicht des Bauchgefäßes, die da seine ganze Wand bilden, wo es nicht vom Bauchsinus eingeschlossen ist, kontraktile Muskelzellen sind.

Im Jahre 1899 beschäftigt sich Arnold Graf in seinen „Hirudineenstudien“ mit der Struktur der Gefäßwände von Clepsine. Er hebt hervor, daß sowohl Rücken- als auch Bauchgefäß eine muskulöse Wandung besitzen.

„Von Interesse ist die Erscheinung, daß bei Clepsine complanata die Muskelzellen des Dorsalgefäßes miteinander stark anastomosieren.“

Die Aufeinanderfolge der Schichten im Dorsalgefäß ist nach Graf die folgende: Zu äußerst liegt eine homogene, kutikulare Schicht, in welche die Ringmuskeln eingebettet sind. Darauf folgt eine fibrilläre Schicht, bestehend aus kontraktilen Längsfibrillen. Graf glaubt nicht, daß es sich hier um bloße Falten handelt. Zu innerst liegt die Epithelzellenschicht.

Ich muß leider die Richtigkeit dieser Darstellung in wichtigen Punkten durchaus bezweifeln, schon nach dem, was ich selbst gesehen habe. Die Darstellung der Ringmuskulatur dürfte im ganzen zutreffend sein, aber mit der inneren Längsmuskulatur, oder gar mit dem Endothel ist es sicherlich nichts. Ich glaube, jeder, der

mit der Hirudineenhistologie aus eigener Anschauung einigermaßen vertraut ist, wird den Abbildungen des inneren Epithels des Rücken- und Bauchgefäßes von Clepsine, die GRAF in Fig. 3 und 4 bietet, das größte Mißtrauen entgegensetzen. Die Endothelzellen haben nach diesen Abbildungen nicht einmal die Größe der Kerne der Blutkörperchen. Auch Fräulein ARNESEN, die auf meine Anregung hin die Gefäßstruktur bei Hirudineen untersucht, ist bis jetzt nicht im stande gewesen, irgend ein Endothel zu entdecken.

In seiner Arbeit über Haementeria costata (1900) beschreibt A. KOWALEVSKY das Herz dieser Hirudineenform. Im frischen Zustande ist es vollständig durchsichtig,

„on dirait un tube de verre disposé entre les autres organes environnants".

Die Wandungen sind sehr muskulös und bestehen aus großen Muskelzellen mit entsprechend großen Kernen. Die Muskelwand ist von einer bindegewebigen Scheide umhüllt.

Ueber die Verlaufsrichtung der Muskelzellen finden sich keine Angaben. Nach Fig. 88, die einen Querschnitt darstellt, sollte man keinen Augenblick im Zweifel sein, daß es sich um dicke, ringförmige Muskelzellen handelt, deren kontraktile Substanz in zirkuläre Fibrillen differenziert ist. Der riesige Kern liegt in der Tiefe dieser muskulösen Wand lateral am Gefäß. Da, wo er liegt, ist die Zelle verdickt. Im Lumen ist geronnenes Blut und an der Wand sind in solchen Gerinnseln 2 Kerne dargestellt. Die Längsschnitte zeigen dieselben Schichten: außen die bindegewebige Scheide (Peritoneum?) und innen die großen Muskelzellen mit den Anschwellungen, in denen die großen Kerne liegen. Kein Zweifel, ein Endothel fehlt und das Blut bespült direkt die Muscularis. Kein Zweifel auch, das Gefäßlumen ist intracellulär, die Anschwellungen der Muskelzellen mit den Kernen alternieren auf den Abbildungen der Längsschnitte rechts und links. Doch zeigen diese Abbildungen ein Detail, das die Auffassung der Muskelzellen als Ringmuskelzellen erschwert, sie sind nämlich sehr deutlich quergestreift dargestellt. Es bleibt mir angesichts der auf dem Querschnitt Fig. 88 dargestellten, sehr deutlichen zirkulären Faserung nichts anderes übrig, als anzunehmen, daß die abgebildeten Längsschnitte einigermaßen tangential geführt sind und daß, zumal an dickeren Schnitten, die zirkulären Fibrillen den Eindruck der Querstreifung hervorrufen.

D. Echiuridea.

In seiner zweiten Abhandlung zur Kenntnis der Gephyreen erklärt SPENGEL (1880) seine Beobachtungen über den Bau der Gefäße von Echiurus Pallasii für lückenhaft.

„Ich weiß nicht, ob eine innere Zellauskleidung vorhanden ist. Ich fand nur eine dünne Membran mit eingestreuten Kernen und in oder auf dieser liegend Muskelfasern, vorwiegend longitudinale Bündel bildend, und als äußerste Schicht einen Peritonealzellenbelag, dessen Elemente stets viel rotbraunes Pigment enthalten . . . .“

1886 macht RIETSCH Angaben über die Struktur der Gefäßwandungen der Echiuriden, die, wie mir scheint, sehr der Nachuntersuchung bedürfen. In meinen Zweifeln über einzelne Punkte werde ich durch die Betrachtung der Hauptfigur (Fig. 98, Taf. XXI) bestärkt. a) Bonellia minor. Die Peritonealhülle des Darmblutsinus setzt sich direkt in die Wandung der aus ihm ihren Ursprung nehmenden Gefäße fort. Diese Wandung besteht aus einem zelligen, verdickten, elastischen, mehrschichtigen Peritoneum. Die Peritonealzellen enthalten hauptsächlich in den äußeren Lagen kleine Pigmentansammlungen.

„Dans certaines régions on trouve des fibres musculaires longitudinales assez minces dans l'épaisseur des parois vasculaires.“

In der Wand des übrigens nicht genauer untersuchten Rückengefäßes sollen sich dickere Längsmuskelfasern und dünnere Ringmuskelfasern finden. b) Genauer hat RIETSCH das Rückengefäß von Thalassema Neptuni untersucht. Seine Angaben lauten:

„On y distingue, sur les coupes transversales, une couche externe de cellules allongées perpendiculairement à la lumière du vaisseau et une couche interne de grandes cellules arrondies; tous ces éléments sont munis de noyaux. Entre les deux couches viennent s'intercaler des fibres musculaires longitudinales, en général externes et des fibres transversales plus minces en général internes; ordinairement elles sont encore séparées les unes des autres par des éléments cellulaires.“ Diese Anordnung scheint weder auf Quernoch auf Längsschnitten sehr regelmäßig zu sein; „il serait inexact par exemple de parler de couches musculaires, et ce vaisseau se trouve constitué encore en somme par un épaississement péritonéal que viennent renforcer des éléments élastiques.“

Die zitierte Abbildung (Fig. 98) soll einen Querschnitt („un peu oblique probablement“) des Rückengefäßes darstellen. Ich kann die Vermutung nicht unterdrücken, daß es sich um einen tangentialen Anschnitt handelt, auf dem selbstverständlich das Peritonealepithel auf beiden Seiten der Muscularis auftreten muß.

Vom Bauchgefäß von Thalassema sagt Rietsch, daß seine Wand aus einer inneren Lage ziemlich regelmäßiger Zellen und aus einer äußeren Lage hoher, senkrecht auf der Lichtung stehender Zellen bestehe, welche letztere ventralwärts in die doppelte Wand des Mesenteriums übergehe. Zwischen den beiden Zellagen des Gefäßes verlaufen longitudinale und besonders zirkuläre Muskelfasern. Die letzteren sollen sich zwischen die beiden Lamellen des Mesenteriums fortsetzen.

Jameson (1899) behauptet, der Darmblutsinus von Thalassema Neptuni stehe nicht mit dem Blutgefäßsystem in Verbindung!

„I regret that I have been unable, owing to the state of preservation of my material, to make any observations upon the periintestinal sinus discovered by Rietsch in Bonellia and Thalassema. I can however determine the presence of such a structure, and am convinced that it is not, in this species, continuous with the blood vascular ring which embraces the hinder part of the crop."

Die Arbeit enthält nichts Histologisches.

Nach Embleton (1901) hat Echiurus unicinctus überhaupt kein echtes Blutgefäßsystem. Die Rüsselkanäle münden an der Basis des Rüssels in die Leibeshöhle.

Die vorstehende Zusammenstellung zeigt nur das Eine, daß unsere Kenntnisse von der Struktur der Blutgefäße der Echiuriden absolut ungenügend sind.

3. Ueber Bildungen, die vermutlich aus der Cölomwand hervorgehen und sich exotropisch in das Hämocöl hinein produzieren: Klappen, Klappenzellen, Herzkörper, Blutdrüsen, Hämocyten.

(Thesen No. 36, 37, 38, 39, p. 200; Taf. III, Fig. 26, 27.)

A. Hirudinea.

Ich will in diesem Abschnitte die Hirudineen voranstellen, weil bei ihnen gewisse wichtige Erscheinungen, die uns lebhaft interessieren, am besten beobachtet worden sind. Zu diesen gehört in erster Linie auch die Bildung der geformten Elemente des das Hämocöl erfüllenden Blutes. Als Bildungsstätten dieser Elemente werden schon seit langer Zeit die Klappen im Rückengefäß der Hirudineen angesehen.

Die Klappen der Hirudineen wurden zuerst von Leo im

Jahre 1835 entdeckt, aber erst 1849 durch LEYDIG genauer beschrieben. Für Clepsine lautet die LEYDIGsche Beschreibung folgendermaßen:

„Eigentümlich sind dem Rückengefäß die Klappen: weiche, gelappte Körper, die in das Gefäßlumen vorragen und dasselbe bei der Kontraktion des Gefäßes kammerartig absperren. Es bestehen dieselben aus 8—10 elementaren Zellen, welche außer einem feinkörnigen Inhalte Kern und Kernkörperchen besitzen und wohl nur durch ein weiches Bindemittel zusammengehalten werden. Diese eigentümliche Verbindungsweise macht es erklärlich, daß bei nur einigermaßen tumultuarischen Bewegungen des Rückengefäßes die Zellen sich lösen und im Blute fortgeschwemmt werden."

Von den Klappen von Piscicola sagt LEYDIG, sie haben dieselbe Struktur, wie bei Clepsine. Das, was er von der leichten Zerstörbarkeit dieser Klappen bei Clepsine ausgesagt habe, gelte auch für Piscicola.

In einer klassischen Abhandlung behandelte sodann C. KUPPFER 1864 die Klappen der Rüsselegel als blutbereitende Organe. Untersuchungsobjekt war Piscicola.

Die Klappen dieser Form sind nach KUPFFER stumpf-kegelförmig. Es gibt ihrer 15—20. Sie kommen meist an Knickungsstellen oder Einschnürungen der Wand des Rückengefäßes vor. Der Bau der Klappen macht sie für die mechanische Aufgabe, die ihr Name andeutet, nicht sonderlich geeignet.

„Gegenüber der heftigen Bewegung und dem starken Drucke, dem sie wechselnd unterliegen, ist ihre Widerstandsfähigkeit sehr gering. Eine jede besteht aus einem Agglomerat rundlicher Zellen, deren Gesamtheit von einer durchsichtigen dünnen Hülle umgeben ist."

Das ganze Agglomerat sieht traubenförmig aus. Die Hülle will KUPFFER nicht als Membran verstanden wissen. Er hat Klappen isoliert und zerrissen, ohne Reste einer Membran jemals wahrzunehmen.

„Vielmehr erblickt man nur eine zähe Masse, die die Zellen untereinander verklebt und in dünner Lage sie an der Oberfläche überzieht." „Die Zellen selbst sind rundlich, bis birnförmig, prall gewölbt, von blasser, wenn auch bestimmter Grenzlinie umschrieben, leicht granuliert und lassen einen runden Kern meistens nur matt durchscheinen."

Ihr Zusammenhang wird, je näher zur Oberfläche der Traube, um so loser. Wie LEYDIG bereits beobachtet hat, lösen sich

„bei turbulenten Bewegungen des Rückengefäßes — wie sie vorkommen, wenn durch den Druck eines schweren Deckblattes

auf das Tier der Zirkulation Hindernisse bereitet werden — Abteilungen von der Klappe los." „Beobachtet man ein Tier, an dem dieser Vorgang sich ereignet hat, nachträglich noch längere Zeit, so sieht man die abgelöste Portion, wenn sie so groß war, daß sie von dem Strom nicht in die Zweige hineingedrängt werden konnte, in dem Rückengefäß umhergetrieben werden und in die einzelnen Zellen zerfallen, denen das Lumen der Zweige gestattet, in die Zirkulation zu gelangen."

Die an der Klappe durch die Ablösung entstandene Lücke wird bald wieder durch Nachschub ausgefüllt, wie direkte Beobachtung am lebenden Tier zeigt, die leicht möglich ist, da die Oberflächlichkeit des Rückengefäßes die Zählung der Klappen gestattet.

„Solche Ablösung geht indessen nicht bloß infolge gewaltsamer Einflüsse vor sich. Vielmehr scheint es die physiologische Ordnung zu sein, daß stetig der traubenförmige Körper die, wenn ich mich so ausdrücken darf, **reifen** Zellen an seiner Oberfläche einbüßt und durch eigene Vegetation wieder ersetzt."

Die Ablösung geschieht in folgender Weise. Die äußerste Zelle lockert sich aus dem Verbande. Bei den lebhaften Bewegungen der Klappe macht sie die weitesten Exkursionen; der stete Zug, den sie so erfährt, dehnt die Bindemasse, an der sie hängt, allmählich zu einem Faden aus.

„So kann es mehrere Tage währen, bis dann der Faden reißt und die Einzelzelle fortgetrieben wird."

Das eben Geschilderte hat Kupffer wiederholt gesehen. Diese Feststellung ist so wichtig, daß auch die näheren Umstände angeführt werden sollen:

„Frisch eingefangene Tiere zeigten solche Anhänge an den Klappen, von verschiedener Länge der Fäden. Einmal bestand der Anhang aus 2 Zellen hintereinander, die vorderste mit der zweiten, die zweite mit der Gesamtmasse durch gleich lange Fäden verbunden. Ich habe den Vorgang durch tägliche Beobachtung desselben Tieres während einer Woche sich langsam vorbereiten sehen. Dabei befolgte ich die Vorsicht, die Tiere vor jedem Drucke zu behüten, indem ich sie in einem flachen Uhrglase unter Wasser betrachtete. Es ist das mühsam und zeitraubend, denn in der beschränkten Wassermenge setzen sich die Tiere nicht so bald fest. Ist das aber geschehen, so bleiben sie stundenlang bewegungslos. Uebrigens trägt der pralle Körper der Piscicola ein dünnes Deckblatt ganz ohne Beeinträchtigung der Zirkulation."

Außer dieser Loslösung der großen Zellen beobachtete Kupffer noch eine zweite Weise der Substanzabgabe von seiten der

Klappen. Es wird dabei eine Zelle, gewöhnlich die größte, der Traube ersetzt

„durch einen Haufen aneinander haftender kleiner rundlicher Körper“.

Sie haben einzeln kaum den halben Durchmesser des Kernes der Klappenzellen. Dann löst sich ein Körperchen nach dem anderen los und schwimmt im Blutstrom davon. Der Prozeß der Ablösung sämtlicher währt mehrere Tage. KUPFFER glaubt, annehmen zu müssen,

„daß die vorgeschobenen reifen Zellen endogene Brut bilden bis zur Anfüllung der Mutterzelle, dann plötzlich bersten und den Haufen aneinander haftender Brutzellen an ihrer Stelle zurücklassen“. „Diese Körner nun unterscheiden sich in keinem Stücke von den Blutkörperchen der Piscicola. Dieselbe Größe, Form und optische Beschaffenheit.“ KUPFFER resümiert: „Die Klappen im Rückengefäß der Piscicola sind blutbereitende Organe.“

Von den ganzen, sich loslösenden Zellen nimmt er an, daß sie bald zerfallen und daß ihre Bruchstücke sich früher oder später in der Blutflüssigkeit auflösen. Auch bei Clepsine beobachtete er die Loslösung ganzer Zellen von den Klappen.

1865 sagt LEYDIG, daß er sehr geneigt sei, die KUPFFERsche neue Auffassung hinsichtlich der physiologischen Bedeutung der Klappen als Blutkörperchen bereitender Organe der früheren Ansicht vorzuziehen.

Ueber die Entstehung der Amöbocyten des Blutes der Hirudineen findet sich bei BOURNE (1884) die Bemerkung, daß sie wahrscheinlich in den Wänden der Kapillargefäße gebildet werden. Jedenfalls findet sich bei Pontobdella an der Innenfläche dieser Gefäße nacktes, amöboides Protoplasma mit eingebetteten Kernen. Was die Klappen anbetrifft, so bestätigt BOURNE ihr Vorkommen im Rückengefäß, allein über ihre Bedeutung sagt er nichts. Die KUPFFERsche Abhandlung scheint ihm unbekannt geblieben zu sein.

In BOURNES Abhandlung findet sich eine eingehende Darstellung der verschiedenen bindegewebigen Elemente, die im Körper der Hirudineen eine so wichtige Rolle spielen, besonders auch des vaso-fibrösen und des Botryoidalgewebes. Die BOURNEsche Untersuchung ist in dieser Beziehung eine Erweiterung einer früheren diesbezüglichen Arbeit von RAY LANKESTER (1880). Das Botryoidalgewebe und seine „vaso-fibröse“ Modifikation, das Gefäßfasergewebe, sind für uns von besonderer Bedeutung, weil sich herausgestellt hat, daß sie exotropische Wucherungen

der embryonalen Cölomwände sind. Es handelt sich um großzellige, unregelmäßig verästelte, bisweilen netzförmig verbundene, nicht selten aufgeknäuelte, bisweilen gelappte oder unregelmäßig eingeschnürte Stränge zwischen Darm und Körperwand, die von Kanälen durchzogen sind, die bald intercellulär, bald — dies gilt besonders von den feineren — intracellulär sind. Das Protoplasma der Zellen ist meist dicht mit braunen Körnern erfüllt, die auch im Lumen der Kanäle angetroffen werden. Anfänglich — so scheint es — sind die Stränge solid und sie werden erst dadurch zu Gefäßen, daß in ihnen intercellulär oder intracellulär Lumina auftreten, die sich miteinander in Verbindung setzen. Verschiedentlich wird behauptet, daß sie mit den Blutgefäßkapillaren kommunizieren.

Ueber die Klappen im Rückengefäß der Hirudineen, die er bei Clepsine sexoculata und bioculata und bei Piscicola geometra studiert hat, äußert sich Cuénot (1891) dahin, daß ihre Rolle als cytogene Lymphdrüsen sehr wahrscheinlich sei. Er hat zwar nicht direkt beobachtet, daß sich Amöbocyten von ihnen loslösen, er hat aber konstatiert, daß diese letzteren absolut identisch mit den Klappenzellen sind.

Im Jahre 1894 untersucht auch Oka die Klappen von Clepsine. Er bestätigt die Angaben, daß sich in jeder Kammer des Dorsalgefäßes eine Klappe finde,

„welche offenbar bei der Kontraktion des Gefäßes als Ventil diene";

was mir unverständlich ist. Die Beschreibung lautet:

„Sie (die Klappe) besteht aus einer Gruppe von Zellen, welche keine besonderen Membranen, aber ansehnliche Kerne besitzen und infolgedessen einen wenig differenzierten Habitus aufweisen. Jede Zelle ist mit einer fadenförmigen Verlängerung versehen, welche sie an der Gefäßwand befestigt. Diese Verlängerung kann man sogar bis in die Wand selbst verfolgen. Der Zellleib besteht aus nacktem Protoplasma, dessen Grenze einfach und glatt ist. Die fadenförmigen Verlängerungen sowie die Zellen selbst sind zu einer Masse verklebt. Man trifft nicht selten Zellen mit 2 Kernen, welche wahrscheinlich Zwischenstadien der Zellteilung darstellen. Die Zahl der Zellen ist bei jungen Tieren ganz gering; sie beträgt ungefähr 10 bei einer ca. 15 Tage alten Cl. complanata. Mit dem Wachstum des Tieres nimmt die Zahl zu und bei einem erwachsenen Exemplare von Cl. complanata habe ich mehr als 50 solcher Zellen beobachtet."

Oka beschreibt sodann die Blutkörperchen als ca. 10 μ große, nackte, amöboide Zellen mit kleinem Kern. Gelegentlich vorkommende zweikernige Zellen deutet er als Teilungsstadien. Ueber die Herkunft der Hämocyten sagt Oka:

„Unter allen Geweben des Körpers zeigen die Zellen der Klappen die größte Aehnlichkeit mit den amöboiden Zellen, welche ich hier als Blutkörperchen in Anspruch nehme; die Lage der Klappen in der Blutflüssigkeit läßt uns schon von vornherein vermuten, daß sie in irgend einer Beziehung zu den Blutkörperchen stehen."

Der Umstand, daß die Blutkörperchen viel kleiner sind als die Klappenzellen, sei kein Hindernis für die Annahme ihrer Entstehung aus den letzteren,

„da die Blutkörperchen schon ausgebildetes, die Zellen der Klappen aber noch in Bildung begriffenes Gewebe sind".

Soviel Oka aus seinen eigenen Untersuchungen schließen kann,

„ist die Annahme sehr wahrscheinlich, daß die Zellen der Klappen sich durch Teilung vermehren und dann aus der Gruppe loslösen, um als freie amöboide Zellen in der Blutflüssigkeit zu flottieren. Wie ich schon erwähnt habe, vermehren sich die freien Blutkörperchen noch weiter."

Oka hat bei Clepsine nichts aufgefunden, was die Bournesche Annahme rechtfertigen könnte, daß die Blutkörperchen aus der Wandung der Kapillaren entstehen. Er macht gegenüber Bourne auf gewisse Verschiedenheiten zwischen Blut- und Cölomlymphe aufmerksam und betont auch den Unterschied zwischen den großen Cölomocyten und den kleinen Blutkörperchen, konstatiert aber zugleich, daß die letzteren auch in den Cölomlakunen vorkommen. Das ist für ihn eine Schwierigkeit, da nach ihm eine Kommunikation zwischen Cölom und Blutgefäßsystem nicht existiert.

Von Interesse ist, was Bolsius 1896 über den Inhalt der „glande impaire" (in Wirklichkeit das Herz) von Haementeria officinalis sagt, den er als Drüsensekret betrachtet. Dem koagulierten Sekret findet er Körperchen beigemischt, die, nach ihrer Größe, dem Aussehen des Kernes und des Protoplasmas und ihrem Verhalten zu Farbstoffen zu urteilen, Cölomkörperchen, d. h. blutkörperchenähnliche Zellen seien. Bolsius zerbricht sich darüber den Kopf, wie diese Blutkörperchen in die Drüse gelangen. Für uns ist von Bedeutung die unbewußt erkannte Aehnlichkeit der Hämocyten und Cölomocyten.

Diese Uebereinstimmung und die der Cölomlymphe und der Blutflüssigkeit betont im selben Jahre (1896) auch Johansson. Er beschreibt kurz die Klappen im Rückengefäß und zweifelt nicht daran, daß sie die Blutkörperchen liefern, glaubt aber, daß sie daneben noch die Funktion wirklicher Klappen haben.

Ueber die Rolle des Botryoidalgewebes der Hirudineen sprechen sich WILLEM und MINNE (1899) dahin aus, daß sie eine ausschließlich exkretorische sei, ähnlich derjenigen des Chloragogengewebes. Les cellules botroïdales de Nephelis

„peuvent rejeter dans le milieu qui les baigne des sphérules de sécrétion; celles-ci subissent le sort des corpuscules qui peuvent se rencontrer flottant dans le système circulatoire: capturés par des amibocytes, ils vont échouer avec eux dans les entonnoirs modifiés, où leur substance sert peut-être à la nutrition de cellules formatrices d'éléments sanguins".

In der KOWALEVSKYschen Abhandlung über Haementeria costata (1900) ist für unser Thema von besonderem Interesse die Beschreibung einer mit dem Rückengefäß verbundenen Lymphdrüse. Das Herz dieser Form, ein in der Clitellarregion stark entwickelter, sehr muskulöser Teil des Rückengefäßes, setzt sich nach vorn in ein medianes Gefäß fort, welches, der Rüsselscheide entlang verlaufend, an einer Stelle jene Lymphdrüse beherbergt, um dann, hinter der Gegend der Augen angekommen, sich in 2 Aeste zu gabeln. Die Lymphdrüse besteht bei der jungen Haementeria aus an der Muscularis der Gefäßwand innen befestigten Zellen, welche die Gestalt von Lymphkörperchen haben. Bei den erwachsenen Formen bilden diese Zellen ein schwammiges Gerüst im Innern des Gefäßes, in dem ein axialer enger Durchgang existiert.

„Le sang qui doit traverser cette glande, passe sans doute par le passage central et aussi par les petits canaux latéraux et il est pour ainsi dire filtré."

„Cette glande d'après la disposition et la forme des cellules appartient encore à la catégorie des glandes des valvules, mais plus déformées que celles du cœur. Les valvules du vaisseau dorsal des Hirudinées" (und Haementeria besitzt sie auch), „outre leurs fonctions comme régulateurs du courant sanguin, sont généralement regardées comme des glandes lymphatiques; dans cette glande ce caractère est exprimé encore avec plus de netteté que chez les autres espèces" (de valvules, mihi). „Peut-être cette structure spongieuse pourrait avoir aussi le but, dans le cas d'un faible resserrement des parois extérieures de la glande, d'empêcher le retour du courant sanguin."

Rückblick.

Werfen wir nun einen Rückblick auf die vorstehende Zusammenstellung, so ergibt sich, daß alle Forscher in der Auffassung einig sind, daß die Klappen im Rückengefäß der

Hirudineen, unbeschadet anderer, wohl mechanischer Funktionen, Bildungsstätten der (amöboiden) Hämocyten sind. Die Ansicht stützt sich 1) auf die direkte Beobachtung der Loslösung von Elementen von den Klappen beim lebenden Tier und 2) auf die cytologische Aehnlichkeit der Klappenzellen und Blutkörperchen. Der Ursprung der Klappen selbst der Hirudineen ist zur Zeit noch gänzlich unerforscht.

B. Oligochaeta.

Im Jahre 1865 fand Leydig klappenähnliche Gebilde im Rückengefäß von Phreoryctes Menkeanus auf. Er sagt von ihnen, daß es sehr zarte und vergängliche, helle, kolbenartige oder birnförmige Gebilde seien, die wahrscheinlich segmental auftreten und offenbar Zellen darstellen. An frischen Präparaten heben sie sich schon durch ihr farbloses Wesen von der umgebenden Blutflüssigkeit ab. Sie scheinen immer in der Vierzahl beisammenzusitzen;

„dabei zeigen sie noch eine Gruppe kleiner Fettkügelchen im freien Ende. Ist ein solcher Körper abgerissen, so hatte ich mehrmals Bilder, als ob er durch Muskelfäserchen angeheftet gewesen sei.“

In der Literatur spielen Angaben über blasenförmige Gefäßerweiterungen an den Nephridien des Regenwurmes eine Rolle, die von Gegenbaur (1853), Lankester (1865) und Claparède (1869) herrühren. Es genügt für meinen Zweck, daß ich diese Angaben an der Hand des Claparèdeschen Referates kurz anführe.

„Gegenbaur sagt bereits, er habe sie stets mit einem roten Blutkörperchen einschließenden Koagulum ausgefüllt gesehen. Auch sah Lankester ein ‚granular matter‘ innerhalb derselben. Wirklich finde ich regelmäßig in denselben einen Haufen Kerne, die wahrscheinlich von einer Teilung eines gewöhnlichen Kernes der Gefäßwand abstammen. Solche Kerne kann ich nicht wohl mit Gegenbaur für Blutkörperchen halten, da solche bekanntlich dem Regenwurm abgehen.“

Sowohl Gegenbaur wie Claparède fanden übrigens solche Gefäßblasen auch anderswo, z. B. an den Geschlechtsdrüsen, Borstensäcken und Dissepimenten.

Zur Ergänzung der Literaturliste füge ich noch hinzu, daß auch Williams (1858) und d'Udekem (1863) die Anschwellungen der Nephridialgefäße beim Regenwurm beobachtet haben.

1874 beschreibt PERRIER bei den Lumbriciden kurz ringförmige Verdickungen der inneren Epithelschicht des Rückengefäßes, in der Nähe der hinteren Oeffnung jeder Ampulle (Anschwellung) des Gefäßes, und erkennt ihnen nur die Funktion von Klappen zu. Solche Klappen finden sich auch da, wo die „Herzen" aus dem Rückengefäß ihren Ursprung nehmen.

In die Kategorie intravasaler Lymphorgane gehören, wie ich vermute, auch die Bildungen, die VEJDOVSKY (1879) in den Anschwellungen des Rückengefäßes von Enchyträiden beschrieben und als Muskelzellen gedeutet hat.

„Bei den Gattungen Anachaeta und Enchytraeus treten an den Wandungen der herzartigen Anschwellungen des Rückengefäßes zahlreiche sternförmige, glänzende Zellen hervor, die durch ihre verästelten Ausläufer untereinander verbunden sind." „Ich betrachte sie als Muskelzellen, die in den Wandungen der besprochenen Herzen die Kontraktionen und Dilatationen ausüben."

Diese Deutung ist doch wohl ausgeschlossen.

VEJDOVSKY war nie im stande, bei den Enchyträiden Blutkörperchen im Blute aufzufinden.

1881 beschrieb EDMOND PERRIER bei der Lumbricidenform Pontodrilus variköse Anschwellungen „à parois parsemées de nombreux noyaux" der zu den Segmentalorganen verlaufenden Gefäße, die in der Literatur als Blutdrüsen öfter angeführt werden. PERRIER verglich sie mit den ähnlichen Anschwellungen, die CLAPARÈDE u. a. an den Nephridialgefäßen von Lumbricus angetroffen hatten.

In seiner Monographie der Oligochäten (1884) konnte VEJDOVSKY mitteilen, daß nunmehr das Vorhandensein von Blutkörperchen durch eigene und fremde Untersuchungen bei allen Oligochäten mit Ausnahme der Enchyträiden und Naidomorphen sicher gestellt sei. Ich will einige Befunde, die für unser Thema von besonderem Interesse sind, hervorheben:

„Bei Aeolosoma quaternarium sind sie (die Blutkörperchen) an der oberen Wand des Rückengefäßes reihenweise befestigt und stellen kugelige, 0,002 mm große, mit glänzendem Plasma und einem äußerst kleinen Kernkörperchen versehene Gebilde dar, die sich wahrscheinlich niemals von der Gefäßwand lostrennen, um in dem Blutstrome zu flottieren",

also sedentäre Blutkörperchen! Aehnliche Gebilde finden sich bei Aeolosoma tenebrarum und Ehrenbergii.

„Bei der letztgenannten Art findet man im Lumen des Rückengefäßes eine Reihe der hintereinander folgenden glänzenden Zellen, die mittels feinen verästelten Fäden an den Gefäßwänden erscheinen."

Hierzu bemerke ich: das sind doch wohl die nämlichen Bildungen, wie die sternförmigen Zellen im Rückengefäß der Enchyträiden.

Bei den Chaetogastriden findet Vejdovsky Bildungen, die den Klappen der Hirudineen entsprechen, welche Kupffer als Blutzellen bereitende Organe erkannt hat.

„Bei Chätogaster diastrophus gewahrt man in dem Rückengefäß ziemlich spärlich vorkommende, aber durch vehemente Bewegungen sich auszeichnende, kegelförmige oder kugelige Körper, die mit ihrer Basis an der Innenwand des Gefäßes befestigt sind. Während der Dilatation des Gefäßes werden dieselben mit dem Blutstrome hin und her geschleudert, bei den Kontraktionen legen sie sich der Gefäßwand entlang. Im allgemeinen stellen sie weiche, traubenförmige Gebilde dar, die aus einem feinkörnigen undurchsichtigen Inhalt bestehen, in welchem 2—5 Kerne eingebettet sind. Bei sorgfältiger Beobachtung sieht man nun, daß einzelne Kerne sich von dem gemeinschaftlichen Mutterboden lostrennen und mit der farblosen Blutflüssigkeit fortgeschwemmt werden."

Bei Tubifex kommen die Blutzellen nach Vejdovsky in ungeheurer Menge vor.

„An einzelnen Stellen des Rückengefäßes sieht man förmliche Haufen dieser Körperchen, während sie in den Seitengefäßen reihenweise gelagert sind."

Sie hängen meistens mit der Gefäßwandung zusammen.

„Bei der Betrachtung der lebenden Tiere wird man gewahr, daß sich einzelne Körperchen von der Gefäßwandung lostrennen und mit der Blutflüssigkeit weiter befördert werden."

Dieselben Verhältnisse finde man bei den Lumbriculiden. In der gelblich-roten, homogenen Blutflüssigkeit von Rhynchelmis Limosella liegen die Körperchen in allen Gefäßen reihenweise hintereinander.

„Auch an Querschnitten des Bauchgefäßes von Lumbriculus sieht man die in Rede stehenden Körperchen, die mit der Gefäßwandung zusammenhängen und in das Lumen der Gefäße hineinragen."

Die Körperchen der Criodriliden und Lumbriciden stimmen mit denen der Tubificiden überein.

Am Schlusse seiner Uebersicht sagt Vejdovsky:

„Die Blutkörperchen der Oligochäten und höchst wahrscheinlich sämtlicher Annulaten nehmen nach dem Gesagten ihren Ursprung aus den Zellen der Gefäßwandungen."

VEJDOVSKY fügt dann noch eine kurze Beschreibung der Vermehrung der Blutkörperchen durch Teilung hinzu.

Im Jahre 1886 beschrieb MICHAELSEN bei Buchholzia appendiculata einen Darmanhang, der ähnliche Beziehungen zum Blutsinus und Rückengefäß besitzt, wie der sogenannte Herzkörper anderer Anneliden. Da, wo der Magendarm nach vorn in den sehr engen Oesophagus übergeht (im 7. Segment), wuchern aus seinem dorsalen Teil

„zwei schlauchförmige, sich spärlich verästelnde Anhänge heraus, die sich jederseits derartig zusammenlegen, daß sie zwei in der dorsalen Mittellinie hart aneinander stoßende, kompakte, nach vorn in die Leibeshöhle hineinragende Massen bilden“,

die vom Peritoneum zu einem einheitlichen Darmdivertikel zusammengehalten werden.

„Das Lumen der Schläuche steht mit dem Darmlumen in Kommunikation. Zellgrenzen innerhalb der Schläuche konnte ich nicht zur Anschauung bringen. Der Darmblutsinus geht vom Magendarm auf den Divertikel über und durchtränkt sämtliche Zwischenräume zwischen den Schläuchen mit Blut. An dem vorderen Pole des Divertikels sammelt sich das Blut wieder und geht in das Rückengefäß über, das sich von der Spitze des Divertikels nach vorn durch die Leibeshöhle hinzieht.“

Ich halte es nun doch nicht für vollständig ausgeschlossen, daß es sich hier nicht bloß um Divertikel der Epithelwand des Magendarmes, sondern auch um sich diesen anschließende Teile eines echten Herzkörpers handelt.

Nach MICHAELSEN (1887) besitzen die Mesenchyträen farbloses Blut und einen Herzkörper, ähnlich demjenigen mancher Polychäten, wie Terebellides Strömii und Pectinaria belgica.

„In der ventralen Mittellinie fest an die Innenseite der Gefäßwand angelegt, zieht sich derselbe durch das ganze Rückengefäß hin. Er besteht aus verchieden großen Zellen mit deutlichen Zellwänden und Zellkernen und feiner Protoplasmagranulation. Bei M. mirabilis und M. primaevus ist er dick, mit unregelmäßigen, oft starken Anschwellungen, im Querschnitt vielzellig. Bei M. falciformis, M. Beumeri und M. flavidus ist er dünner, fast glatt, mit nur schwachen Anschwellungen und zeigt im Querschnitt nur wenige Zellen.“

Einen derartigen Herzkörper hat MICHAELSEN bei keinem anderen Enchyträiden gefunden. Er glaubt, daß er als eine Einwucherung des Darmepithels in das Rückengefäß, analog dem Darmdivertikel von Buchholzia, angesehen werden müsse.

1888 beschreibt Walter Voigt den Herzkörper von Branchiobdella varians. Man erkennt an jungen, durchsichtigen Exemplaren,

„daß in den 3 ersten Körpersegmenten das Rückengefäß einen eigentümlichen Strang im Innern birgt, welcher an der ventralen Berührungsstelle mit ihm verwachsen, nach den Seiten und oben zu aber durch feine Fäden an die Wandung des Gefäßes befestigt ist.“

Der Strang ist hohl und enthält im Innern farblose Flüssigkeit, er kommuniziert nicht mit dem Gefäßlumen. An beiden Enden läuft der Schlauch in einen dünnen Faden aus, welcher an der Ventralseite des Rückengefäßes festgewachsen ist. Die Zellen des Organes gleichen den Chloragogenzellen, welche den Darm außen bekleiden.

Freischwimmende Blutkörperchen fehlen.

„Doch trifft man hin und wieder im hinteren Teile des Rückengefäßes vereinzelte Zellen, welche durch feine, fadenförmige Ausläufer an der Wandung befestigt sind. Ob dieselben als Blutkörperchen aufzufassen sind, mag dahingestellt bleiben.“

Sie kommen (gegen Vejdovsky) immer in geringer Zahl vor.

1888 konstatierte Michaelsen bei der Enchyträidenform Stercutus niveus das Vorhandensein eines das Rückengefäß durchziehenden Herzkörpers, der dieselbe Struktur und Lagerung besitzt, die er ein Jahr vorher für Mesenchyträen beschrieben hatte. Ueber die Funktion des Herzkörpers hat sich Michaelsen folgende neue Ansicht gebildet. Wenn bei der Kontraktion eines Schlauches das Lumen nicht vollständig zum Schwunde gebracht wird, so wird immer ein Teil der Inhaltsflüssigkeit einen Ausweg nach der entgegengesetzten Richtung finden.

„Es ist aber ersichtlich, daß lange, bevor dieser Punkt erreicht ist, die Kontraktionsfähigkeit des Schlauches ihre Grenze haben wird.“

Um diese Schwierigkeit zu heben, genügt die Einlagerung eines kompakten Stabes in den Schlauch.

„Indem die sich zusammenziehenden Schlauchwände den Stab fest umfassen, können sie das Lumen auf Null reduzieren, ohne die Grenze ihrer Kontraktionsfähigkeit zu erreichen.“

Die Rolle eines solchen Stabes soll nun nach Michaelsen eben der Herzkörper spielen.

In seiner Arbeit über das Nephridium von Lumbricus bestätigt Benham (1891) das Vorkommen der Blutgefäßerweiterungen

in diesem Organ. Er betont ihre Inkonstanz und daß sie auch auf den Septen vorkommen. Sie sind gewöhnlich mit Körperchen erfüllt. Die Ursache ihres Auftretens und ihre Funktion sind ihm unbekannt geblieben.

Die Beschreibung, die BEDDARD (1892) von der neuseeländischen Süßwasser-Oligochätenform Phreodrilus subterraneus gibt, enthält einige unser Thema berührende Beobachtungen. Das Endothelium der Blutgefäße ist nach dem Verf. hier und da, besonders an den Stellen, wo die Gefäße die transversalen Septen durchbrechen, verdickt und bildet klappenartige Gebilde. Es ist möglich, daß die Klappen, wie VEJDOVSKY glaubt, Bildungsstätten der Blutkörperchen sind. Anderseits aber möchte Verf. nicht, daß man die mechanischen Funktionen dieser Gebilde, welche bei allen Oligochäten, den Land- wie den Wasserformen, vorkommen, außer acht lasse.

BEDDARD beschreibt sodann unter dem Namen von Blutdrüsen ein Paar von Gefäßschlingen, die als weite, unregelmäßig gewundene Schläuche im 12. und 13. Segment das Supraintestinalgefäß mit dem Bauchgefäß verbinden. Die Wandung der Gefäßschläuche ist relativ dick, muskulös. „Its interior is almost entirely solid“, hie und da aber finden sich ansehnliche Blutklumpen. Die das Lumen fast ganz erfüllende Masse besteht aus Zellen, deren Anordnung vermuten läßt, daß sie nur stark verdickte Wandzellen sind. Sie sind groß, blasenförmig; ihr Plasma färbt sich in Boraxkarmin fast nicht, es enthält Körnchen. Sie erinnern am meisten an die großen Zellen, welche die Gefäßklappen der Oligochäten zusammensetzen. Verf. hält es ferner für möglich, daß diese Blutdrüsen die physiologischen Aequivalente des Herzkörpers der Enchyträiden und Polychäten sind.

In seiner Oligochätenmonographie (1895) äußert BEDDARD die Vermutung, daß die ursprüngliche Form des Herzkörpers ein in das Rückengefäß hineinragendes Darmdivertikel sei. Wenn der Herzkörper nicht mehr mit dem Darm zusammenhänge, so sei das eine Folge sekundärer Abschnürung.

Im selben Jahre (1895) beschreibt NUSBAUM Zellen, die mit der Wand des Rückengefäßes der Enchyträiden zusammenhängen. Er findet bei einigen Friedericien (z. B. Friedericia Ratzelii) im Plasma dieser Zellen viele gelblich-bräunliche Pigmentkörnchen eingebettet, die zuweilen so dicht angehäuft sind, daß sie den Zellkern fast gänzlich verdecken.

„Ein Teil der genannten Zellen liegt sehr dicht der inneren Fläche der Gefäßwand an, ein anderer dagegen mehr oder weniger weit von der letzteren entfernt, wiewohl immer mit dem Endothel des Gefäßes mittels feiner Ausläufer verbunden. Hie und da bilden die Ausläufer dieser Blutzellen eine Art sehr feinen Netzes, mit welchem die Zellen zusammenhängen.“

Diese Zellen sieht man nach NUSBAUM beim lebenden Tier

„infolge des Stromes der Flüssigkeit ausgiebige, peitschenförmige passive Bewegungen nach vorwärts und nach rückwärts ausführen.“

Es erscheint ihm sehr wahrscheinlich, daß die genannten Zellen als Homologa der wahren Blutkörperchen anzusehen sind, die bei den Enchyträiden frei im Blute flottierend nicht vorkommen sollen.

UDE (1895/96) schreibt, wie wir früher gesehen haben, dem Darmblutsinus und den Gefäßen ein eigenes Endothel zu. Er fand (bei Pachydrilus Pagenstecheri) an einzelnen Stellen,

„daß von der Wandung des Rückengefäßes in das Lumen hineinragende Zellen hervorspringen“.

Es sind die von NUSBAUM beschriebenen Zellen, an denen dieser Forscher pendelnde Bewegungen beobachtet und von denen er (wie übrigens schon MICHAELSEN und VEJDOVSKY) angenommen hatte, daß sie die Blutkörperchen vertreten.

Diese Frage läßt UDE offen, dagegen scheint es ihm sicher, daß sie nichts anderes als weit in das Lumen vorspringende Endothelzellen sind. Man könne zwischen den niedrigsten Endothelzellen und den am weitesten in das Rückengefäß vorragenden alle möglichen Zwischenstufen beobachten.

Der Abhandlung von GUSTAV EISEN über „Pacific Coast Oligochaeta“ (1895 und 1896) entnehme ich folgendes: Blutdrüsen von Pontodrilus Michaelseni. Verf. fand solche Gebilde ausschließlich in den Kapillaren der Speichel- und Septaldrüsen, wo sie in sehr großer Zahl vorkommen. Die Zahl derselben ist bei verschiedenen Individuen wechselnd. Ihre Größe und Gestalt sind sehr verschieden. Einige enthalten nur einen einzigen Kern, der dann von einem Blutklumpen umgeben ist; andere wiederum enthalten eine sehr große Anzahl von Kernen, die dann in einer sackartigen Tasche am Ende des Kapillargefäßes gelegen sind. In einigen von den größeren Gefäßen der Speicheldrüsen nimmt die Blutdrüse die Form eines Herzkörpers an. Die cytologische Beschreibung, die mir unklar erscheint und nichts Verwendbares enthält, übergehe ich. Aehnliche Blutdrüsen,

wie bei Pontodrilus erwähnt EISEN bei Sparganophilus Benhami.

Die kontraktilen Gefäßschlingen (Herzen) von Aleodrilus Keyesi im 10., 11. und 12. Segment bestehen aus 4 oder 5 aufeinander folgenden Ampullen. Zwischen je 2 Ampullen findet sich eine große, ringförmige Klappe, die weit in das Lumen vorspringt und die auf dem Längsschnitt ganz an Hirudineenklappen erinnert. Solche Klappen kommen auch an der Einmündungsstelle der Herzen in das Rückengefäß vor. Sie sind überall ventralwärts gerichtet. An der Basis einiger Klappen sieht man zwei Reihen sehr großer Zellen, deren Kerne 3- oder 4mal so groß sind, als die gewöhnlichen Klappenzellen. Drüsige Zellen, wie sie z. B. in den Gefäßen der Speichel- und Septaldrüsen bei Pontodrilus vorkommen, fehlen. An der Insertionsstelle der Klappen zeigt das Herz einen kräftigen Muskelring.

Im Jahre 1897 beschrieb MICHAELSEN sehr interessante Verhältnisse intravasaler Zellgebilde der westindischen Regenwurmform Tykonus peregrinus. In den Bluträumen dieser Form finden sich zweierlei Körperchen.

„Die einen sind seßhaft und bilden kleine, ziemlich kompakte Zellengruppen, die von den Wandungen in das Lumen der Bluträume hineinragen.“

Verf. nennt sie Ventile.

„Sie finden sich jedesmal am Eingang in eines der kontraktilen Blutgefäße, sowie an gewissen Stellen innerhalb derselben. Sie finden sich an der Ursprungsstelle der Gefäße aus dem Rückengefäß, an den lochartigen Kommunikationen zwischen Rückengefäß und Darmblutsinus, an den intersegmentalen Einschnürungen des Rückengefäßes und schließlich an den Enden der Intestinal- und Lateralherzen, nicht nur an den dorsalen (Einmündung in das Supraintestinalgefäß und in das Rückengefäß), sondern auch an den ventralen (Einmündung in das Bauchgefäß). Diese ventilartigen Körperchen bestehen aus kleinen, rundlichen und birnförmigen Zellen.“

Ihrem ganzen Aussehen nach erinnern sie an die Herzkörper von Mesenchytraeus. — Die zweite Form der Blutkörperchen sind die freien: kleine ellipsoidische Zellen, die sich durch die Farblosigkeit ihres Leibes von dem mit Pikrokarmin gefärbten Blut scharf abheben. Ueber ihre Entstehung teilt Verfasser nichts mit. — Von Criodrilus Breymanni gibt MICHAELSEN folgendes an:

„Im Vorderkörper (? Segment 8—17) enthält das Rückengefäß eigentümliche Körper, die an die Herzkörper gewisser Enchy-

> träiden (Mesenchytraeus, Stercutus) und anderer Chätopoden (Terebellides, Pectinaria) erinnern. Es sind kompakte, plump birnförmige Körperchen, die zu zweien in jedem Segment von der Wandung des Gefäßes in das Lumen desselben hineinragen. Ihre Ansatzstelle liegt ventral, dicht vor der dissepimentalen Einschnürung, in den ersten der betreffenden Segmente etwas weiter nach vorn."

Sie dienen wahrscheinlich als Ventile (Herzklappen).

Im selben Jahre (1897) kommen NUSBAUM und RAKOWSKI wieder auf die kontroversen Zellen im Rückengefäß der Enchyträiden zurück, vermögen sich aber der Ansicht von UDE, daß sie nur eine besondere Sorte von Endothelzellen seien, nicht anzuschließen. Sie werden wiederum beschrieben als

> „saftige Zellen, die reich an Plasma sind und außerdem sehr viele, dicht angehäufte, größere und kleinere, gelbliche bis bräunliche Sekretkörnchen enthalten",

von denen sich in den eigentlichen, sehr platten Endothelzellen keine Spur findet. Die Zellen sind gestielt oder ungestielt, aber Uebergänge zu den Endothelzellen haben die Verfasser nicht beobachten können.

> „Im hinteren, herzartig angeschwollenen Teile des Rückengefäßes sind die genannten Zellen mehr oder weniger gestreckt und polygonal, bilden verschiedenartige, dünne Ausläufer, dringen tief ins Innere des Gefäßes ein, sind größtenteils mittels feiner Fasern mit der Endothelwand verbunden und verbinden sich netzartig miteinander . . . ."

Die Verfasser betonen wiederum die Aehnlichkeit dieser Zellen mit denen des Herzkörpers von Mesenchytraeus nach MICHAELSEN und glauben ferner, Beziehungen zu den verschiedenen als Blutdrüsen bezeichneten Gebilden bei Oligochäten auffinden zu können. Ihre physiologische Rolle sei jedoch noch dunkel.

COGNETTI teilt (1899) über die Klappen des Rückengefäßes der Enchyträiden folgendes mit: Das Herz von Anachaeta Camerani besteht aus pulsierenden Anschwellungen im 5., 6. und 7. Segment. Die Klappen, die sich hier befinden, bestehen eine jede aus einer einzigen sternförmigen Zelle, die an der Gefäßwand durch Protoplasmafilamente befestigt ist. Solche Klappen hat Verf. auch bei Friedericia bichaeta NUSB. subsp. tenuis MICH., bei Enchytraeus Bucholzii BUCH und Friedericia Ratzelii EIS. beobachtet, wo sie an den Stellen vorkommen, wo das Rückengefäß die Dissepimente durchbohrt. Jede Klappe wird von einer oder von 2 Zellen gebildet. Außer diesen intersegmental gelagerten Klappen finden sich bei Friedericia bichaeta subsp. tenuis und anderen Friedericia-Arten im

Lumen des Rückengefäßes noch zahlreiche andere derartige, sternförmige Zellen vor. Aehnliches fand Verf. bei Henlea leptodera Vejd. Mit Ude (gegen Nusbaum) hält er die Klappenzellen für Endothelzellen.

In seinen wichtigen Untersuchungen „über den Bau der Gefäße bei den Anneliden" (zweite Mitteilung, 1900) hat Bergh auch die Klappen bei Lumbricus riparius berücksichtigt.

„Die schon genannten Klappen im Rückengefäß und in den Herzen — in den nicht kontraktilen Gefäßen fehlen sie — sind merkwürdige Gebilde, deren Entwickelung zu ermitteln nicht ohne Interesse wäre. Sie kommen in folgender Anordnung vor: Im Rückengefäß findet sich in jedem Segment ein Paar, am Hinterende des Segments, dicht vor dem hinteren Dissepiment gelegen. Sie sind voluminös, springen stark in das Lumen vor und füllen dasselbe größtenteils aus. Bisweilen meinte ich, dicht hinter den Klappen eine Verdickung der Ringmuskulatur zu sehen, doch wage ich nicht zu behaupten, daß dies eine konstante anatomische Einrichtung sei. In den Herzen beobachtet man bekanntlich sehr häufig quere Einschnürungen, welche diesen Gefäßen ihr so häufiges perlschnurartiges Aussehen geben. Dicht ventral im Verhältnis zu jeder solchen queren Einschnürung liegt nun ein solches Klappenpaar; sie sind außerordentlich leicht zu beobachten."

„Die Klappen sind Anhäufungen kleiner, nackter, körniger Zellen, deren Grenzen an Schnitten oft schwer unterscheidbar sind. Sie liegen an der Innenseite der Leydigschen Intima und sind selbst mit keinem solchen inneren Ueberzug versehen, sondern springen nackt in das Lumen des Gefäßes vor. Es ist dies gewiß ein merkwürdiges anatomisches Verhältnis, daß an der Innenseite der allgemeinen Grenzmembran solche isolierte Zellgruppen vorkommen; es wäre, wie gesagt, wertvoll, über ihre Genese Aufschluß zu erhalten. Ob sie, wie einige Autoren (Kupffer, Vejdovsky, Beddard) behaupten, Beziehungen zur Bildung der Blutkörperchen haben, vermag ich nicht zu sagen, halte es aber nicht für unwahrscheinlich. Daneben haben sie wohl aber jedenfalls bei den Lumbriciden eine mechanische Rolle für die Zirkulation."

Eingehende Untersuchungen über den Herzkörper der Oligochäten hat (1900) de Bock veröffentlicht. Er hat ihn bei Rhynchelmis limosella, Tubifex rivulorum, Nais serpentina, besonders genau aber bei Lumbriculus variegatus untersucht. de Bock gibt folgende Charakteristik des Herzkörpers:

„Le corps cardiaque est un organe situé dans l'intérieur du système vasculaire, d'ordinaire du vaisseau dorsal, se composant de cellules attachées les unes aux autres de manière à former une bande ou un cordon d'une certaine longueur. Ces cellules sont souvent pourvues de membranes distinctes et renferment ordinairement

des granulations. Elles présentent souvent un aspect vésiculeux ou vacuolisé, ou semblent quelquefois presque vides, ne contenant, sauf les granulations mentionnées, que de plus ou moins rares coagulations fibreuses ou finement granuleuses. Mais il y a toujours des cellules renfermant un protoplasme plus solide. Ce cordon est droit ou replié, son intérieur est creux ou non, ses extrémités peuvent s'attacher à la paroi vasculaire."

Bei Lumbriculus variegatus sind die Zellen des Herzkörpers dicht gedrängt, sie sind zu Gruppen oder Massen von wechselnder Gestalt angeordnet. Meistens bilden sie einen ununterbrochenen Strang vom 7. oder 8. bis zum 15. Segment oder darüber hinaus. Auf einem Querschnitt trifft man gewöhnlich 3 oder 4 Zellen. Vor und hinter dem Strang finden sich gewöhnlich noch kleine Gruppen solcher Herzkörperzellen, die bisweilen nur aus 4 oder 5 Elementen bestehen. Oefter ist der Strang an den intersegmentalen Einschnürungen des Rückengefäßes unterbrochen. Immer liegt der Herzkörper der ventralen Wand des Gefäßes an, von wo er mehr oder weniger weit in die Lichtung vorspringt. Bisweilen verstopft er dieselbe vollständig.

„Quelquefois, quand le vaisseau dorsal est bourré de cellules, elles entrent dans le sinus sanguin qui entoure l'intestin, ou même de côté, dans les vaisseaux latéraux aveugles."

Für mich ist folgende Auslassung von de Bock besonders bemerkenswert:

„Il est impossible de ne pas comparer le corps cardiaque aux cellules chloragogènes qui revêtent l'intestin et le vaisseau dorsal, comme tant d'auteurs l'ont déjà fait depuis Claparède. Eisig, dans sa belle monographie des Capitellides, lui donne même le nom de »intravasale Chloragogendrüse«. Ces comparaisons sont pour la plupart basées sur le rôle physiologique, probablement analogue, des cellules chloragogènes et des cellules intravasculaires, toutes les deux renfermant des granulations de même nature à peu près. Mais la ressemblance me paraît être encore plus évidente chez les Oligochètes, spécialement chez le Lumbriculus, qu'elle ne l'est chez les Polychètes, vu l'identité presque complète de la structure histologique des éléments du corps cardiaque avec les cellules chloragogènes."

Immerhin macht de Bock sofort einige Vorbehalte, indem er sagt, daß die für die Chloragogenzellen am meisten charakteristischen Einschlüsse, die lichtbrechenden, gelbbraunen oder grünlichen Körner, in den Herzkörperzellen nicht vorkommen, sondern durch schwarze oder schwärzliche Körnchen ersetzt sind.

Bei Nais serpentina bilden die großen, hellen Herzkörper-

zellen, die im vorderen Teile des Rückengefäßes vorkommen, keine langen Stränge. Sie bleiben meist isoliert und stehen in Abständen oder sie bilden, indem sie miteinander verbunden sind, kurze Ketten. Bisweilen enthalten sie sehr feine und sehr spärliche Körnchen.

Bei Tubifex rivulorum besteht der Herzkörper aus einzelstehenden oder zu kleinen Gruppen vereinigten Zellen. Diese Gruppen füllen gelegentlich (wahrscheinlich während der Systole) das Lumen des Gefäßes vollständig aus. Die Herzkörperzellen sind übrigens bei Tubifex sehr inkonstant und fehlten bei einem beobachteten Exemplar gänzlich.

Ueber Enchytraeus humicultor sagt de Bock:

„J'ai pu voir de nombreuses cellules de sang, prenant parfois des formes très surprenantes, même celle d'étoiles irrégulières."

Etwas einem Herzkörper Aehnliches aber hat er nicht gefunden.

Nach de Bock sind die Blutkörperchen der Oligochäten immer Amöbocyten, wie die Lymphkörperchen des Cöloms. Er hat sie bei den erwähnten Lumbriculus-, Rhynchelmis-, Tubifex- und Nais-Arten und außerdem noch bei Stylaria lacustris und Enchytraeus humicultor beobachtet. Die Amöbocyten finden sich entweder frei flottierend im Blut, dann sind sie selten amöboid, meistens ellipsoidisch oder ovoidisch, bisweilen sogar langgestreckt. Im Zustande der Ruhe stellen sie der Gefäßwand innen aufsitzende Körperchen dar oder entsenden ihre amöboiden Fortsätze. Bei Enchytraeus erinnern sie ganz an die von Nusbaum und Rakowski bei Friedericia beschriebenen Zellen des Rückengefäßes, die de Bock also als Amöbocyten betrachtet,

„tout en étant d'accord avec ces auteurs au sujet de l'homologie qu'ils leur attribuent avec d'autres formations cellulaires".

Der folgende Passus ist für die Endothelfrage von Bedeutung:

„Le plus souvent, on voit les amibocytes du sang en train de remper sur la paroi du vaisseau. Leur corps s'allonge alors et peut prendre une longueur considérable: en même temps il devient très mince et fin. Le noyeau seul forme un petit renflement dans le corps. Dans cet état, les cellules, collées sur la face intérieure du vaisseau, offrent bien l'aspect de noyaux de l'endothélium. Mais les extrémités de l'amibocyte se détachent ou s'élévent parfois un peu, ce qui permet d'éviter toute confusion. Je suis loin de prétendre que l'endothélium du vaisseau ne puisse être de nature cellulaire, mais je crois que l'on s'est souvent trompé, en considérant des amibo-

cytes comme des noyaux de la couche intérieure du vaisseau.“

Verf. beschreibt dann Wanderungen der Blutkörperchen. Sie sollen sich aber auf das Eindringen ins Darmepithel beschränken, wo die Blutkörperchen vielleicht auf phagocytärem Wege sich mit gewissen Exkretstoffen beladen, um sie in den Darmsinus zu transportieren. Er hat ferner ihre Vermehrung durch amitotische Teilung beobachtet. Was ihren Ursprung anbetrifft, so erinnert er an die Angaben von Leydig, Kupffer und Vejdovsky, nach denen die Klappen Bildungsstätten von Blutkörperchen sind. Aehnliche Zellwucherungen, die an verschiedenen Stellen des Blutgefäßsystems vorkämen, findet nun de Bock bei den Lumbriculiden nicht. Dagegen glaubt er, eine cytogene Blutdrüse in einer medioventralen Erweiterung des Darmsinus entdeckt zu haben. In dieser Erweiterung findet man auf Querschnitten 2 oder 3 große Zellen, die wie Cölomleukocyten aussehen, und daneben einige kleine Blutamöbocyten. In einem Falle sah er mehrere solche Blutkörperchen vermittelst dünner Protoplasmafäden mit den großen Zellen, in denen er öfter amitotische Teilung beobachten konnte, zusammenhängen, ganz wie wenn sie im Begriffe wären, sich von ihnen loszulösen. Es muß aber nach Verf. auch in Erwägung gezogen werden, daß die Cölomleukocyten die Fähigkeit haben, aus dem Cölom in den Blutsinus einzudringen. Bei 2 Exemplaren erschien die mutmaßliche Blutkörperdrüse sehr reich entwickelt.

„Chez l'un d'eux surtout, le sinus intestinal formait dans la ligne ventrale de grands sacs remplis en partie de sang, mais renfermant en outre une quantité considérable de cellules. Les corps nus de ces cellules formaient une seule masse énorme de protoplasme finement granuleux, dans laquelle on ne pouvait pas distinguer les contours des éléments constituants. C'était donc un grand plasmodium contenant de nombreux noyaux qui, par leur ressemblance avec ceux des amibocytes typique du sang, prouvaient leur homologie avec ceux-ci.“ „En outre le sac contenait un petit nombre de ces grandes cellules semblables aux lymphocytes, et décrites ci-dessus.“

Das Plasmodium enthält keine Körnchen oder etwaige phagocytär aufgenommene Körperchen, wie das bei den freien Amöbocyten des Blutes der Fall ist.

„Je n'ai pas de preuve directe pour supposer, que cette formation sous-intestinale est un organe destiné à la production des amibocytes, mais je ne vois pas quelle autre fonction on pourrait lui attribuer.“

Verf. beschreibt dann ausführlich die Cölom-Amöbocyten und kommt zu dem Resultat:

„que, sauf pour la grandeur et quelques caractères histologiques différents, les amibocytes du sang et ceux du coelome se ressemblent sous tous les rapports“.

Er fragt sich dann, ob beide Zellgruppen nicht vielleicht einen gemeinsamen Ursprung haben. Ich erinnere hier daran, daß nach meiner Vermutung allerdings die Cölomocyten und Hämocyten ähnlichen Ursprung haben, daß die ersteren endotropische, die letzteren exotropische Bildungen der Gonocölwand sind.

In einem weiteren Teile seiner Arbeit erörtert de Bock die Frage nach dem Ursprung des Herzkörpers. Er gelangt, gestützt auf gewisse Befunde, zu der Vermutung, daß die Elemente des Herzkörpers metamorphosierte Blutzellen sind, die sich im Rückengefäß etablieren.

Folgende Beobachtung ist, wenn sie sich bestätigt, von großer Bedeutung. Das Rückengefäß ist bei Lumbriculus von dem darunter liegenden Darmblutsinus, mit dem es übrigens an vielen Stellen kommuniziert, nur durch das aus Chloragogenzellen bestehende Peritoneum getrennt. Der Herzkörper liegt der ventralen Wand des Rückengefäßes an. Auf dieser Seite soll nun die Wand des Rückengefäßes nicht selten offen sein, so daß der Herzkörper in direkter Verbindung mit den darunter liegenden Chloragogenzellen des Cöloms steht. Verf. glaubt, daß diese Oeffnung wohl zum Durchtritt von zelligen Elementen der unmittelbaren Nachbarschaft diene.

„Il s'agit donc ici de savoir si les cellules chloragogènes entrent dans le vaisseau, ou si au contraire les cellules intravasculaires en sortent. Comme je l'ai dit plus haut, ces deux espèces de cellules se ressemblent à un tel point que l'on peut aisément les confondre, à moins que les cellules chloragogènes ne renferment pas de grandes quantités de grains jaunâtres et réfringents, ce qui n'est pas toujours le cas. Il est donc impossible de reconnaître une cellule de l'une de ces deux sortes, au milieu d'un amas de cellules de l'autre espèce.“

„On pourrait donc admettre que les cellules chloragogènes entrent dans le vaisseau dorsal et y forment le corps cardiaque pour être ensuite phagocytées par les amibocytes.“

de Bock ist aber nicht dieser Ansicht, sondern er glaubt vielmehr und führt einige Gründe dafür an, daß die Zellen des Herzkörpers, der ja nach ihm aus einer Ansammlung

von Blutamöbocyten hervorgeht, durch die Oeffnungen in der ventralen Wand des Rückengefäßes austreten. Was aus ihnen wird, weiß er freilich nicht. Man kann sie in den Chloragogenmassen nicht mehr unterscheiden. Sie verschwinden vollständig in ihnen.

„Je n'ai pu observer si elles sont phagocytées par les lymphocytes, ou si elles persistent peut-être, en prenant l'apparence et le rôle des cellules chloragogènes."

Ich will hierzu einige kurze Bemerkungen machen. DE BOCK bildet die ventrale Unterbrechung in der Wand des Rückengefäßes an der Stelle des Herzkörpers in 2 Figuren, Fig. 29 und 30, ab. Ich muß gestehen, daß Fig. 29 in mir Zweifel aufkommen läßt, ob es sich um ein normales Vorkommnis handelt. Dagegen kommt mir Fig. 30 überzeugend vor. Doch scheint mir die Annahme, die DE BOCK verwirft, viel wahrscheinlicher zu sein, nämlich die, daß es sich um Einwucherung der cölothelialen (in diesem Falle aus Chloragogenzellen bestehenden) Gefäßwand in das Gefäßlumen handelt. Daß die Zellen des Herzkörpers zur Bereicherung der Chloragogenzellenschicht des Cöloms beitragen, erscheint mir vollends unwahrscheinlich. Neue Untersuchungen sind dringend nötig.

Rückblick.

Die Uebersicht der Beobachtungen zeigt ein großes Wirrwarr, aus dem sich nur folgende Punkte als solche herausschälen lassen, über die einige Uebereinstimmung herrscht: 1) die cytologische Aehnlichkeit des Herzkörpers mit dem Chloragogengewebe, die vielleicht auf genetischer Verwandtschaft beruht und 2) Beziehungen der amöboiden, freien Blutkörperchen zu sessilen Zellen oder Zellengruppen (Klappen) oder Zellmassen, die an der Innenseite der Gefäßintima liegen und oft als sogen. Klappen auftreten.

C. Polychaeta.

Das Organ, das jetzt nach SALENSKY gewöhnlich als Herzkörper bezeichnet wird, ist bei Polychäten schon lange bekannt (DELLE CHIAJE, COSTA, RATHKE, OTTO, DUJARDIN, MAX MÜLLER, QUATREFAGES, CLAPARÈDE). Es hat für uns keinen Zweck, auf diese ältere Literatur einzugehen. Wir beginnen mit CLAPARÈDE,

der 1873 eine eingehende und bedeutungsvolle Schilderung des Organes bei den sedentären Anneliden entwarf.

„Une particularité très-singulière de certaines Annélides sédentaires, est de renfermer dans l'intérieur du vaisseau dorsal un organe de couleur sombre (brun, verdâtre ou même noir), qui peut obstruer la plus grande partie du calibre. Dans mes »Annélides de Naples« j'ai signalé ce singulier fait pour les Cirrhatuliens et la Terebella multisetosa. Je l'ai vérifié depuis pour différentes autres espèces de Térebelles. Pour l'Audouinia filigera, j'avais cru, en examinant le vaisseau en état de pulsation, pouvoir interpréter l'organe en question comme formé par plusieurs bandelettes longitudinales. Toutefois, l'examen d'une coupe transversale du vaisseau enseigne que l'organe brun est, en réalité, un boyau, dont la paroi présente de nombreux replis longitudinaux. Les replis produisent dans la vue de face l'apparence de bandelettes. Ce boyau déplié aurait un diamètre près de deux fois aussi considérable que le vaisseau lui-même. Son épaisseur étant très-grande, il ne reste que bien peu de place pour le passage du sang entre les replis. Chez la Terebella flexuosa la substance brune forme deux masses lobées, dont l'une est appliquée contre la partie supérieure du vaisseau, l'autre contre la partie inférieure. Ces deux masses ne sont pas indépendantes, car, dans plusieurs sections on les trouve réunies entre elles par d'épais cordons de substance brune. Dans l'organe brun de l'Audouinie, les plus forts grossissements ne m'ont fait distinguer que de très-fins granules colorés, disséminés dans une masse fondamentale. Dans celui de la Térebelle, j'ai trouvé, en outre, de petits nucléus. La signification de ces organes est entièrement obscure. Il faut peut-être les assimiler à la substance chloragogène. Il est au moins à noter que les Annélides chez lesquelles on connaît jusqu'ici les masses intravasculaires, n'ont jamais de revêtement externe de chloragogène à leurs vaisseaux. Il y aurait alors des dépôts de chloragogène tantôt externes, tantôt internes."

1882 fand und beschrieb Ed. Meyer den Herzkörper bei Polyophthalmus pictus Clap.

„Ein eigentümliches Organ in Gestalt eines dicken, kurzen Rohres, welches mit starken, zelligen Wandungen und einem in seiner Achse verlaufenden Kanale versehen ist, befindet sich im Hohlraume des Herzens, ragt mit seiner hinteren Hälfte, an deren Ende die breite, mit lappigen Ausläufern ausgestattete Eingangsöffnung in den axialen Kanal sich befindet, in den Darmsinus hinein und ist hier vermittelst besonderer, kleiner, von den lappigen Fortsätzen ausgehender Muskelbündel am Darmepithel befestigt; die vordere Hälfte dieses röhrenförmigen Organes befindet sich in dem Hohlraum der Herzkammer selbst und wird durch einen dünnen, von seinem zugespitzten, mit der vorderen Mündung des Achsenkanals versehenen Ende ausgehenden Muskelbündel, der sich an

der vorderen Herzwand anheftet, wagerecht in schwebender Lage erhalten.“

Die Funktion dieses Organes ist ED. MEYER rätselhaft geblieben.

1882 entdeckte v. KENNEL den Herzkörper bei Ctenodrilus pardalis. Er fand im Rückengefäß, dessen Wand trotz seiner Kontraktilität nur aus einer einfachen dünnen Membran mit zerstreuten spindelförmigen Kernen bestehen soll, ein Organ,

„das seiner Bedeutung nach, wenn man es nicht als blutbildendes Organ auffassen will, völlig rätselhaft ist.“ Es ist „ein solider Zellstrang, festgewachsen mit ziemlich breiter Basis am Anfangsteil des Magendarms“, etwas asymmetrisch, „der frei in das Lumen des Rückengefäßes hineinragt und, allmählich sich zuspitzend, allen Schlängelungen desselben folgend, fast bis zu der Stelle reicht, wo die Auflösung des einfachen Gefäßes in die beiden ventral herabziehenden Schlingen erfolgt. Dieser Zellenstrang, meist rund im Querschnitt, besteht aus einer mehr oder weniger feinkörnigen glänzenden Grundsubstanz von gelblicher Färbung, in der runde Kerne so angeordnet liegen, daß man geneigt wäre, anzunehmen, dieselben gehören zu einem Cylinderepithel, dessen Zellen im Zentrum zusammenstoßen; niemals jedoch gelang es mir, Zellgrenzen nachzuweisen, auch liegen mitunter Kerne weiter nach innen, oft im Zentrum des Stranges selbst, woraus hervorgeht, daß die Zellen, ohne sich gegenseitig abzugrenzen, so aneinander gelagert sind, daß sie wirklich einen soliden Strang bilden.“

Verf. vergleicht das Organ mit Recht mit dem von CLAPARÈDE bei sedentären Anneliden beschriebenen Organ im Rückengefäß. Er hat dieses Organ selbst bei Terebella nachuntersucht. In der Tat findet sich hier ein

„in vielfache Falten gelegtes Organ, das fast das ganze Lumen des Gefäßes ausfüllt, so daß die Blutflüssigkeit zwischen Gefäßwand und diesem Organ in den Falten des letzteren und in dem von ihm eingeschlossenen Hohlraum Platz findet“.

v. KENNEL glaubt jedoch, daß es sich in diesem Falle nicht um ein wirkliches Rohr, sondern nur um ein in vielen Falten und Windungen zu einem Rohre sich zusammenlegendes breites Band handle. Die zellige Struktur findet er sehr deutlich ausgesprochen. Das Band stellt

„einen sehr flachgedrückten Schlauch vor, die Wandungen bestehen aus einem hohen Cylinderepithel, dessen Zellen nach außen scharf begrenzt, nach innen hin ohne deutliche Grenze sind; im Innern sieht man noch zahlreiche Querschnitte von Zellen, da bei den starken Windungen des Ganzen fast immer einzelne Teile (von den Schnitten) tangential getroffen werden“.

Verf. hält es für außer Zweifel, daß das Organ ein Mesodermgebilde ist.

Bei Sternaspis endigen nach Vejdovsky (1882) in der hinteren Region Zweige der Seitengefäße, namentlich die, welche zu den Schildborsten gehen, blind als mächtig aufgeschwollene Ampullen.

„An der Oberfläche derselben erstreckt sich eine feine, mit spindelförmigen Kernen versehene Peritonealmembran; die eigentliche Gefäßwandung ist dagegen sehr charakteristisch durch besondere Zellgruppen.“ Man sieht nämlich „im Lumen der Gefäßampullen zierliche Gruppen birnförmiger, auf einem gemeinschaftlichen Stiele aufsitzender Zellen, deren Größe sehr variabel ist. Schöne runde Kerne von 0,008 mm Durchmesser liegen innerhalb derselben. Auch sieht man hier einzelne gestielte Zellen, welche der Gefäßwandung aufsitzen; insgesamt sind dieselben aber hell und glänzend und entsprechen wohl den zelligen Elementen der übrigen Gefäße, wo sie aber immer spindelförmig ausgezogen sind.“

Die Bedeutung dieser Zellen hat Verf. nicht ermittelt:

„jedenfalls aber sind sie ähnlichen Elementen gleichzustellen, welche in den Gefäßen der Oligochäten zu den gewöhnlichen Erscheinungen gehören und“, wie er glaubt, „in gewissen Beziehungen zu den Blutkörperchen stehen.“

Auch Steen sah (1883) im pulsierenden Rückengefäß von Terebellides Stroemii eine dunkle, braunschwarze Masse von spindelförmiger Gestalt, die an ihren Enden mit der Herzwand verbunden ist.

„Das Blut strömt um dieses einem Pfropfen vergleichbare Gebilde herum.“

An Schnitten erkannte Steen, daß die Masse außen von einer feinen Membran umgeben ist.

„Das von dieser Membran umhüllte Lumen ist von einem dichten, bindegewebigen Balkenwerk durchzogen, dessen einzelne Balken nach allen Richtungen den Raum durchziehen.“

Verf. vermutet, daß die Masse ein etwaiges Zurückströmen des Blutes bei den Kontraktionen der Kiemen verhindere. Die rote Blutflüssigkeit ist mit zahlreichen elliptisch-scheibenförmigen Blutkörperchen angefüllt.

1883 ermittelte Salensky einiges über die Entwickelung des Herzkörpers von Terebella. Das Organ differenziert sich sehr frühzeitig und ist schon zu erkennen, sobald sich das Rückengefäß geschlossen hat.

„Le corps cardiaque, comme on peut nommer cet organe, constitue maintenant un tube qui a pour point de départ l'extrémité

postérieure du cœur branchial, dans l'intérieur duquel il pénètre pour s'y terminer en cul de sac."

An der Wand des Gefäßes ist er durch einige langgestreckte Zellen befestigt. Auf diesem Stadium hat SALENSKY noch keine Oeffnung in der Gefäßwand gesehen, welche in den Herzkörper hineinführen würde. Auf einem etwas späteren Stadium kann man diese Oeffnung deutlich unterscheiden. Sie führt zunächst in ein kleines enges Rohr

„et se continue ensuite dans le corps cardiaque, qui à ce stade du développement représente un organe de forme cylindrique",

dessen Wand von ziemlich großen Cylinderzellen gebildet wird. Bei älteren Terebellen sind diese Zellen nicht mehr kenntlich. Der Herzkörper besteht dann vielmehr aus einer Grundmasse, in welcher kleine Körnchen zerstreut sind. Später wird der Herzkörper dunkel.

Bei Gelegenheit der Besprechung der Wandung der Blutgefäße und der Blutkörperchen der Serpulaceen sagt (1884) HASWELL (nach dem Zool. Jahresbericht), daß einzelne Blutkörperchen durch einen engen Stiel an der Gefäßwand befestigt sind, was darauf hindeute, daß die Blutkörperchen vom Endothelium der Gefäße abstammen.

R. HORST erkannte (1885), daß das rätselhafte Organ (der Herzkörper) der Chlorämiden einem Rückengefäß entspricht. Seine schwärzliche Farbe rührt

„von einem bräunlichen Organ her, das im Innern des Rückengefäßes liegt und dessen Lumen größtenteils ausfüllt, ausgenommen in dem vorderen dünnen Teil des Gefäßes, wo es fehlt".

Diese Angaben beziehen sich auf Brada, Siphonostoma, Trophonia und wahrscheinlich alle Chlorämiden. Der bräunliche Körper ist zusammengesetzt aus verschiedenen, unregelmäßig ineinander geschlungenen Strängen, die von mit braunen Körperchen gefüllten Zellen gebildet werden.

„Bei einem jungen Exemplar von Brada villosa war an der Peripherie der Stränge die Zellgrenze ziemlich deutlich, der centrale Teil aber wurde gebildet von einer mit braunen Körnchen gefüllten Grundsubstanz, worin keine deutlichen Zellen nachzuweisen waren. Bei den erwachsenen Individuen zeigen die Stränge auf dem Querschnitt nur ein unregelmäßiges Netz von Fasern, in dessen Knotenpunkten deutliche Kerne liegen, während in der durchsichtigen Grundsubstanz der Maschen die braunen Körnchen zerstreut sind."

HORST vergleicht das Organ mit einem entsprechenden der Enchyträiden. Bei beiden zeige sich große Uebereinstimmung in

der Struktur. Bei beiden werde es vom Blute bei seinem Uebergang aus dem Darmsinus in das Herz durchspült. Er vergleicht es ferner mit dem bei Enchytraeus appendiculatus in das Rückengefäß hineinragenden Darmdivertikel, das bei den Chlorämiden den Zusammenhang mit dem Darm verloren habe.

Michaelsen veröffentlichte 1886 in seiner Enchyträiden-Arbeit auch die Resultate von Untersuchungen des Herzkörpers von Terebellides Stroemii und Pectinaria belgica. Der Herzkörper der zuerst genannten Form ist ein langes, keulenförmiges Organ, das sich durch den größten Teil des Rückengefäßes hinzieht. Bezüglich der Struktur stimmen Michaelsens Befunde nicht mit Steens Zeichnungen überein.

„Der Körper wird von Zellen gebildet, die in der äußeren Zone lang, spindelförmig, nach innen zu aber mehr rund sind. Die Zellen besitzen deutliche Kerne und sind mit Ausnahme der zentralen Partie fest aneinander gelegt. Um die Achse des Körpers herum stehen sie lockerer und lassen zwischen sich einen Hohlraum. Dieser Hohlraum wird von einer Substanz erfüllt, die fast dieselbe Färbung annimmt wie das Blut (nur um eine feine Nuance heller ist), und in der solche unregelmäßige, dunkle Körnchen liegen, wie sie in den Chloragogenzellen der Enchyträiden vorkommen."

Ganz anders der Herzkörper von Pectinaria belgica.

„Derselbe besteht aus einer kompakten, vielfach und unregelmäßig gelappten, sich durch den größten Teil des Rückengefäßes hinziehenden, grob granulierten Masse, in die zahlreiche Kerne eingestreut sind. Färbung und Granulation des Körpers erinnern an Färbung und Granulation der Chloragogenzellen."

Michaelsen ist der Meinung, daß

„der Annahme einer Homologie zwischen den charakteristischen Darmorganen von Enchytraeus leptodera, ventriculosus und Buchholzia appendiculata mit dem Darmanhang von Brada und selbst mit den Herzkörpern anderer Anneliden (z. B. der oben angeführten)"

nichts entgegensteht. Man könne sich diese Organe sehr gut auseinander entstanden denken. Physiologisch hält er den Herzkörper, wie die Chloragogenzellen, für ein Organ der Reinigung des Blutes von unbrauchbaren, vielleicht schädlichen Stoffen.

Eisig (1887) rechnet die braunen Stränge oder Schläuche in den Rückengefäßen der Terebelliden und Cirratuliden zu den hämolymphatischen Exkretionsorganen und schlägt für sie, in Anlehnung an die Claparèdesche Auffassung, den Namen „intravasale Chloragogendrüsen" vor. Er macht darauf

aufmerksam, daß die Angaben von Salensky es sehr wahrscheinlich machen, daß die (intravasalen) Chloragogendrüsen aus den Wandungen des Rückengefäßes hervorgehen,

„also aus denselben Peritonealgebilden, aus denen auch die Hämolymphelemente entstehen, womit die Einheit dieser verschiedenartigen, exkretorisch tätigen Blutzellen und Blutdrüsen auch im morphologischen Sinne gewährleistet wäre."

Den Herzkörper von Siphonostoma diplochaetos (Chlorämide) beschreibt Jourdan (1887) als „coecum gastro-oesophagien", das da, wo der Oesophagus in den Darm übergeht, in denselben von vorn und oben her einmündet. Der Blindsack selbst liegt über dem Oesophagus. Er ist ein

„appendice du tube digestif, dont les parois transformées en un vaste sinus pulsatif remplissent le rôle d'un cœur".

Der Bau des Organes wird folgendermaßen beschrieben. Abgesehen von ganz vorn enthält es in seiner Achse einen Epithelschlauch,

„qui n'est autre chose qu'un prolongement de la muqueuse stomacale et de sa basale fortement plissée".

Die Epithelzellen des Schlauches haben das Aussehen von Drüsenzellen und enthalten ein körniges Protoplasma, das sich viel intensiver färbt als das der Magenzellen. Verf. hält den Schlauch für eine wahre Anhangsdrüse des Darmes. Ich will hierzu gleich bemerken, daß der Verf. die Einmündung in den Darm nicht näher beschreibt; sie ist eben wahrscheinlich gar nicht vorhanden.

Der Schlauch wird von einem großen Blutsinus umgeben, der außen von einer Bindegewebsmembran umgrenzt wird, in welcher Längs- und Ringmuskeln verlaufen, die sonst den Gefäßen fehlen. Dieser pulsierende Blutsinus spielt die Rolle eines Herzens, er setzt sich zweifellos in den Darmblutsinus fort. Der in Fig. 26 abgebildete Schnitt zeigt, daß die Wand des den Herzkörper umschließenden Sinus, d. h. die Herzwand — sie wird als Peritonealepithel bezeichnet — direkt in die beiden Peritoneallamellen des dorsalen Mesenteriums übergeht.

1887 beschreibt Eduard Meyer den Herzkörper der Cirratulidenform Chaetozone setosa. Er besteht

„aus drei langen, soliden Strängen von schwarzbrauner Farbe, welche das Vas dorsale in seinem ganzen kontraktilen Teile von einem Ende zum anderen durchziehen; an den Gefäßwänden sind sie nirgends befestigt. Sie sind gebildet aus drüsigen Zellen mit

runden, dunklen Kernen und körnigem Protoplasma, in welchem sich eine große Menge gelblich-brauner Pigmenttröpfchen eingeschlossen befinden“.

Ed. Meyer vermutet,

„daß die Funktion des Herzkörpers in der Bereitung des Blutpigmentes bestehe, welches im aufgelösten Zustande in der roten Blutflüssigkeit vorhanden ist. In der letzteren kommen nun noch eine relativ geringe Zahl kleiner, farbloser Blutzellen vor; ob dieselben vielleicht auch von der oben besprochenen Drüse herstammen oder einen anderen Bildungsort haben, ist ihm unbekannt geblieben“.

Auch bei Hermellen (Sabellaria alveolata) findet Ed. Meyer (1888) eine solche intravasale Chloragogendrüse (Eisig). Es ist ein wohlausgebildeter, strangförmiger Körper, welcher die Achse des Vas dorsale einnimmt.

Cunningham untersuchte (1887—1888) den Herzkörper der Chlorhaemidae, Terebellidae und Cirratulidae und gelangte zu Resultaten, die nicht stark von denen Horsts abweichen. Fam. Chlorhaemidae. Trophonia plumosa. Die Stränge, aus denen der Herzkörper besteht, sind in Wirklichkeit in den meisten Fällen hohl, d. h. Röhren. Die das Lumen umgebenden Zellen bilden ein mehrschichtiges, drüsiges Epithel. Die Zellen der der Basalmembran aufsitzenden Lage sind solid und kernhaltig und enthalten eine große Anzahl kleiner, runder, brauner Körnchen. Weiter nach innen kommen hellere, vakuolisierte Zellen, in denen ein Kern gewöhnlich nicht nachweisbar ist. Die dem Lumen zunächst gelegenen innersten Zellen sind fast kugelig und ragen „separatedly and at various levels“ in die Lichtung vor. Solche Zellen kommen auch in dem von Zerfallsprodukten erfüllten Lumen selbst vor. Die Röhren sind jedenfalls Drüsen, aber der Verf. konnte weder eine Mündung derselben nach außen, noch eine Oeffnung in irgend ein Organ nachweisen. Die vielfach gewundenen Schläuche des Herzkörpers füllen den Hohlraum des Herzens fast vollständig aus. Bei Flabelligera affinis (Siphonostoma) bildet der Herzkörper ein unregelmäßig abgeflachtes, gefaltetes Band, welches im Herzen, das es nur zum kleinen Teil ausfüllt, in der Längsrichtung verläuft. Sein unterer Rand liegt in der ventralen Mittellinie der Herzwand, und von da ragt es wie eine Scheidewand in die Herzlichtung nach oben vor,

„its upper branched part coming into contact with the dorsal and lateral sides of the heart“.

Ein deutliches Lumen ist im Innern des Bandes nirgends sichtbar, allein es existiert eine deutliche, zentrale Grenzlinie, welche die beiden aneinander liegenden Epithelien der beiden Flächen des Bandes trennt. Die hellen, vakuolisierten Zellen fehlen; es besteht das Epithel ausschließlich aus hohen, kernhaltigen Cylinderzellen mit spärlicheren und kleineren Körnchen als bei Trophonia. Fam. Terebellidae. Amphitrite Johnstoni. Der annähernd die ganze Herzhöhle ausfüllende Herzkörper besteht aus im allgemeinen longitudinal verlaufenden, cylindrischen Strängen, in denen kein Lumen sichtbar war. Die Stränge bestehen aus undeutlich abgegrenzten, kleinen Zellen mit großen, kugligen, stark gefärbten Kernen. Auch Amphitrite cirrata und Terebella Danielsseni besitzen Herzkörper. Bei Lanice conchilega ist der Herzkörper kleiner als bei A. Johnstoni, seine Stränge sind dünner und liegen in unmittelbarer Nähe der Gefäßwand, so daß im Herzen ein großer zentraler Raum frei bleibt. In den Strängen ist oft ein Lumen bemerkbar. Die Zellen sind ähnlich wie bei A. Johnstoni. Bei Terebellides Stroemi besteht der Herzkörper aus einem einzigen, ein Lumen aufweisenden Strang, der, das Herz der Länge nach durchziehend, seine Lichtung fast ausfüllt. Die Zellen sind auf dem Querschnitt radiär angeordnet. Fam. Cirratulidae. C. cirratus. Drei longitudinal verlaufende Herzkörperstränge erfüllen fast den ganzen Hohlraum des Rückengefäßes. Zwei von ihnen anastomosieren gelegentlich miteinander. Das Protoplasma der Zellen färbt sich nicht, nur die Kerne. Ein Lumen fehlt in den Strängen; die Zellen sind auf dem Querschnitt nicht radiär, sondern mit ihrer Längsachse dorsoventral angeordnet und enthalten eine große Menge der bekannten Körnchen. Die Stränge liegen ganz frei im Innern des Gefäßes und stehen mit der Wand desselben nicht in Verbindung. Cunningham macht auf den Unterschied gegenüber dem Herzkörper von Polyophthalmus (nach Ed. Meyer) aufmerksam, der darin besteht, daß bei dieser Form das Blut die an beiden Enden offenen Herzkörperschläuche durchströmt, während bei den Chlorhämiden, Cirratuliden, Amphicteniden, Ampharetiden und Terebelliden solche Oeffnungen noch nicht nachgewiesen seien. Irgendwelche Tatsachen, welche die Horstsche Ansicht stützen könnten, daß der Herzkörper auf ein Darmdivertikel (Enchyträiden) zurückzuführen sei, hat Verf. nicht gefunden. Es sei nach dem Salenskyschen embryologischen Befunde vielmehr wahrscheinlich, daß der Herz-

körper von einer Einstülpung der Herzwand herrührt.

Im Jahre 1890 veröffentlichte FLORENCE BUCHANAN die Beschreibung eines herzkörperähnlichen Organes bei der Spionidenform Hekaterobranchus Shrubsolii. Am vorderen Teil des Magendarmes tritt in dem ihn vollständig umgebenden Blutsinus eine mit Kernen versehene Masse auf, welche sich auf der Epithelwand des Darmes als eine longitudinale, in den Blutsinus vorragende Leiste erhebt.

„Part of the sinus closes in round this ridge, and becomes nipped off from the rest of the sinus, and so is continued forwards on the intestine, the ridge inside it being separated from the intestinal epithelium by a very fine layer of coelomic epithelium only. Some series of sections would seem at first sight to show that the ridge was in its posterior part directly continuous with the intestinal epithelium; but a more careful examination leads rather to the conclusion that it is formed by the tucking-in of the coelomic epithelium which lies outside the sinus on either side.“

Das Organ wird von Miss BUCHANAN, zweifellos mit vollem Recht, als ein Herzkörper betrachtet. Nirgends in seinem ganzen Verlauf ist ein Lumen sichtbar. In der Gegend des Oesophagus verläßt das vom Darmblutsinus abgeschnürte, den Herzkörper enthaltende Gefäß den Darm und begibt sich als kontraktiles Rückengefäß an die Innenseite der Leibeswand.

CUÉNOT untersuchte 1891 den Herzkörper bei einigen Polychäten, zunächst bei der kleinen Terebellidenform Nicolea venustula. Am lebenden, unter leichtem Deckglasdruck untersuchten Tiere sah er im Vorderkörper im rhythmisch sich kontrahierenden, mit roter Blutflüssigkeit erfüllten Rückengefäß den Herzkörper als dunkelgrüne, bei jeder Kontraktion lebhaft bewegte Stränge. Sie erstrecken sich durch das Rückengefäß in seiner ganzen Länge von der Basis der Tentakel bis zur Magenerweiterung des Darmes. Es sind ihrer 2 oder 3. Sie sind verästelt und anastomosieren. An der Gefäßwand sind sie durch kleine „brides conjonctivo-musculaires“ befestigt. Bei der Systole verstopfen sie das Gefäßlumen fast ganz. Der Herzkörper besteht aus einem bindegewebigen Stroma, das mit Zellen und Kernen vollgepfropft ist. Im Protoplasma der Zellen liegen sehr zahlreiche, hellgrüne Körnchen.

Bezüglich der Funktion des Herzkörpers sagt CUÉNOT wörtlich:

„Nous pouvons tout d'abord remarquer que les granules des amibocytes errants dans le liquide hémoglobique sont vert clair, absolument identiques à ceux de la glande; en voyant à côté une cellule mûre et un amibocyte hématique, on est tout à fait convaincu de l'identité de taille, de contenu, etc. Ce n'est pas tout: j'ai vu plusieurs fois les cellules vertes de la glande émettre de courts pseudopodes et faire saillie au-dessus de leur voisines pour être, sans aucun doute, entraînées plus tard par les courants sanguins; le corps cardiaque est donc une glande lymphatique parfaitement caractérisée."

Daneben glaubt aber CUÉNOT, wie ED. MEYER, daß der Herzkörper auch zur Bildung des Hämoglobins beitrage. CUÉNOT hat den Herzkörper auch bei Leprea lapidaria (Heteroterebella sanguinea) untersucht. Er setzt sich hier vorn in die beiden Aeste des Rückengefäßes fort. Sein Pigment besteht aus kleinen, lichtbrechenden, braungelben Körnchen. Verf. hat auch bei dieser Art bei zahlreichen Zellen des Herzkörpers Pseudopodienbildung und Loslösung beobachtet. Bei Polymnia nebulosa (Terebella Meckelii), Terebella gigantea und mehreren Thelepus-Arten sind die Stränge des Herzkörpers etwas weniger unregelmäßig, als bei den vorher erwähnten Arten. Ihre gelbgrünen Körnchen stimmen in der Farbe mit denen der Amöbocyten überein. Bei Audouinea filigera (Cirratulide) enthält das Rückengefäß einen sehr langen, strangförmigen Herzkörper, der sich bis gegen die Körpermitte hin erstreckt.

„Il est formé d'une seule masse, divisée et ramifiée plusieurs fois, qui paraît d'un noir franc par réflexion. Après l'action des réactifs, on constate qu'il est constitué par un stroma conjonctif rempli de noyaux et de gros granules terre de Sienne qui, par leur accumulation, donnent une teinte noire; on retrouve naturellement ces granules dans les amibocytes hématiques."

Gegenüber ED. MEYER behauptet CUÉNOT, daß der im Herzen von Polyophthalmus pictus (Opheliacee) gelegene Herzkörper (Lymphdrüse CUÉNOT) kein Lumen besitzt, sondern solid ist. Er besteht aus einem bindegewebigen Stroma, in welchem kleine Zellen mit körnigem Protoplasma eingebettet liegen;

„ces cellules se détachent et constituent les amibocytes du sang. Rien n'est plus net que la ressemblance, plutôt l'identité, des corpuscules flottants munis de quelques granules réfringents et des cellules glandulaires; il ne peut rester aucun doute sur sa fonction lymphatique."

Cuénot will auch bei Nereiden, besonders bei Nereis Dumerilii, die Bildung der Amöbocyten des Blutes verfolgt haben. Bei diesen Polychäten kommt kein Herzkörper vor. Dagegen finden sich große Klappen, die schon von Claparède im Rückengefäß von N. Dumerilii beobachtet wurden. Jede Klappe besteht aus einem bindegewebigen Stiel oder einer solchen Lamelle, welche in der Mitte oder am Ende eine Zelle trägt.

„Dans le vaisseau dorsal, où le sang marche d'arrière en avant, elles se correspondent régulièrement de façon à s'appuyer l'une contre l'autre dans la systole; dans les gros vaisseaux latéraux, on en voit d'autres dont la lame conjonctive traverse toute la cavité vasculaire, de façon à être refoulée d'un coté quand le sang passe et à se gonfler comme une valvule sigmoïde quand il veut prendre la route inverse; ces deux variétés sont bien réellement des valvules."

In den Seitengefäßen aber, besonders in der Nähe der Fußstummel, kommen andere „Klappen" vor, die keine mechanische Rolle spielen können. Jede solche Klappe besteht aus einem einfachen, kurzen, sehr beweglichen Stiel, der eine oder seltener 2 Zellen trägt.

„À chaque passage du sang, ces pseudo-valvules se balancent, se relèvent sans pouvoir jouer le moindre rôle, car elles ne sont certes pas capables d'obturer la lumière du vaisseau, même quand elles se correspondent; dans une dilatation contractile, j'ai trouvé aussi une lame conjonctive attachée aux parois par ses deux extrémités, portant sept ou huit cellules, renfermant de petits granules réfringents et paraissant toutes prêtes à se détacher. C'est, en effet, à ces formations pseudo-valvulaires qu'il convient d'attribuer la genèse des amibocytes hématiques; . . . ." „J'en ai certainement vues se détacher sous mes yeux. La cellule unique se segmente, ce qui produit les tiges à deux cellules, puis l'une d'elles tombe dans le sang; la cellule restante prolifère de nouveau, et ainsi de suite."

Cuénot verhält sich der Ansicht gegenüber, daß der Herzkörper eine exkretorische Rolle spiele, durchaus ablehnend. Man kann seinen Bedenken eine gewisse Berechtigung nicht versagen.

„L'excrétion ne peut-elle pas s'opérer suffisamment par les organes segmentaires? Et ne serait-ce pas un organe excréteur bien bizarre que ce corps cardiaque, d'ailleurs n'existant que dans quelques groupes, qui ne débouche pas au dehors, et dont les produits passent dans le liquide qu'il s'agit de purifier."

In dem Referat des Neapeler Zoologischen Jahresberichts über eine mir nicht zugängliche Arbeit von E. Bles (1892) über Siphonostoma diplochaetos heißt es:

„Das Herz ist eine gastrische Blutlakune; der Herzkörper steht in keinerlei Verbindung mit dem Darme (gegen JOURDAN). Die ihn zusammensetzenden Zellen stammen wohl vom Peritonäum, und wahrscheinlich steht das Organ in Beziehung zur Bereitung des Blutpigmentes."

1894 beschäftigt sich SCHÄPPI eingehend mit dem Herzkörper von Ophelia. Dieser liegt da, wo der Darmsinus sich zum Herzen erweitert. Hinten mit dem Darm zusammenhängend, steigt er

„von diesem schräg zum Herzen auf, um sich an dessen Ventralseite bis weit nach vorn hin zu erstrecken".

Seine äußere Form ist sehr wechselnd. In seinem hinteren Teil geht das Organ rechts und links in ein schmales Ligament über, welches, nach außen ziehend, sich an die Außenfläche des Darmes anheftet, von der es im übrigen durch einen Blutsinus (vordere Fortsetzung des Darmblutsinus) getrennt ist. Vorn, wo sich das Herz vom Darmblutsinus sondert, geht es auf die Innenseite der ventralen Herzwand über. Der Herzstrang ist ein fibröses Gebilde, bei ungefärbten Tieren von weißlicher oder bläulich-weißer Farbe. Er besteht aus einer homogenen Grundsubstanz, in welcher regellos Bindegewebszellen eingestreut sind.

„Von Zeit zu Zeit finden sich unregelmäßige Spalten in diesem Grundgewebe, die namentlich in der Achse des Organes zu größeren Spalträumen zusammenfließen, welche einerseits auf der Ventralseite mit dem thorakalen Darmsinus kommunizieren, andererseits aber auch am vorderen Ende des Organes mit dem Herzlumen in Verbindung stehen."

Die Bindegewebszellen besitzen Fortsätze, die in der Grundsubstanz ein feines Netzwerk bilden. Querschnitte zeigen, wie die Spalträume

„zu einer einheitlichen zentralen Lakune zusammengeflossen sind, in welcher zahlreiche Blutzellen teils frei, teils in Haufen aneinander gekittet liegen."

Diese sind von zweierlei Natur:

„Neben Blutkörperchen mit deutlich sichtbarem Kern beobachtet man Zellen mit eigentümlich grünlich pigmentierten Körnern, neben welchen ein Kern nicht scharf zu unterscheiden ist. In der Farbe weichen diese Pigmentkörner entschieden ab von dem Chloragogen sowohl der Lymphzellen als auch des Peritoneums",

dagegen zeigen sie in ihrem chemischen Verhalten eine gewisse Aehnlichkeit mit dem letzteren. SCHÄPPI polemisiert ausführlich gegen die EISIGsche Ansicht, daß der Herzkörper als intravasale Chloragogendrüse ein blutreinigendes Organ sei. Ich muß in

dieser Beziehung auf das Original verweisen. Verf. kommt zu dem Schluß, daß das Organ

„seinem morphologischen, wie physiologischen Verhalten nach weder eine Drüse ist noch sein kann“,

daß es vielmehr die mechanischen Funktionen eines den Kreislauf regulierenden Apparates erfüllt. Auch für die eingehende Begründung dieser Ansicht muß ich auf die Originalabhandlung verweisen.

Abgesehen vom Herzkörper, nimmt in der Abhandlung von SCHÄPPI auch das von ihm im Darmblutsinus beschriebene Bindegewebe unsere Aufmerksamkeit in Anspruch. Es handelt sich im Thorakal- und im Beginne des Abdominalsinus (wo der Sinus seicht und die Darmwand gefaltet ist) um zwischen den Wänden des Sinus ausgespannte kernhaltige Fasern, die in den Falten fast stets ein zusammenhängendes Netzwerk bilden. In diesen Faserzellen hat SCHÄPPI das Vorkommen von Chloragogen nachgewiesen, das morphologisch und chemisch von demjenigen der Lymph- und Darmzellen nicht zu unterscheiden ist. (Es wird SCHÄPPI vorgeworfen, daß er den Begriff Chloragogen zu weit fasse.) In demjenigen (abdominalen) Bezirke des Körpers, wo der voluminöse Blutsinus ventralwärts in weitem Umfange die Darmwand dermaßen einstülpt, daß das Darmlumen auf dem Querschnitte eine hufeisenförmige Figur repräsentiert, steigt, von der ventralen Sinuswand entspringend, ein eigentümliches Bindegewebe in Form von unregelmäßigen Wülsten und Faltungen in den typhlosolisartig in den Darm eingestülpten Blutsinus empor.

„In seinem histologischen Bau zeigt dieses intravasale Bindegewebe entschieden große Uebereinstimmung mit dem visceralen Peritoneum . . . . .“ „Vor allem wird diese strukturelle Aehnlichkeit dadurch herbeigeführt, daß auch dieses Bindegewebe mit Chloragogenkörnern erfüllt ist, welche in Form, Farbe und Lagerung durchaus mit denjenigen des Peritoneums übereinstimmen.“

Das Gewebe ist an der ventralen Ursprungsstelle an der Sinuswand dicht gefügt, äußerst zellenreich, während es in seinen oberen, dem Sinus eingelagerten Teilen ein lockeres Gefüge zeigt.

Ueber eine von Miss BUCHANAN 1895 über ein blutbildendes Organ der Larve von Magelona angestellte Untersuchung findet sich im Neapeler Zool. Jahresbericht folgendes Referat:

„Wenn die Larve so weit ist, daß sie sich in 3 Regionen teilt, so liegt hinten am Rückengefäß eine dunkle rotbraune Masse, die aus einer stark angeschwollenen Partie der Splanchnopleura mit vielen Kernen (ohne Zellgrenzen) besteht. Später verschwindet dieser ‚braune Körper', aber anstatt dessen treten in allen Gefäßen rötliche mehrkernige Körperchen auf, die sich wie Stücke des ‚braunen Körpers' ausnehmen und wohl durch weiteres Zerfallen schließlich zu den von Benham beschriebenen Blutkörperchen des erwachsenen Tieres werden."

Verf. vergleicht diesen „braunen Körper" mit dem von ihr früher beschriebenen leistenförmigen „Herzkörper" von Hekaterobranchus.

Monticelli hat 1896 den Herzkörper von Polyophthalmus pictus einer neuen Untersuchung unterzogen und glaubt, den Widerspruch in den Angaben von Meyer und Cuénot beseitigen zu können. Der in der Mitte seiner Länge angeschwollene Herzkörper nimmt die ganze Ausdehnung des als Herzkammer bezeichneten, muskulösen Abschnittes des Rückengefäßes ein, von nahe der Stelle an, wo dasselbe aus dem Darmsinus seinen Ursprung nimmt. Er setzt sich auch rechts und links etwas in die erweiterten Anfangsteile der Gefäßschlingen fort, die Monticelli, wie mir scheint, ganz unpassend als Vorhöfe bezeichnet. (Das Blut strömt durch diese Vorhöfe aus dem Herzen aus!) Vorn reicht es auch etwas in den Anfangsteil des vom Herzen ausgehenden Rückengefäßes hinein, an dessen ventralen und lateralen Wänden es durch Fibrillen angeheftet ist. Auch hinten ist es durch ausstrahlende Fibrillen an dem Teil der Blutsinuswand befestigt, der sich in das Herz fortsetzt. Einen zentralen Kanal hat Verf. weder am lebenden Objekt noch auf Präparaten oder Schnitten erkennen können (gegen Meyer). Der Herzkörper besteht aus einem bindegewebigen Stroma

„che forma la massa dell'organo e lo involge al tempo stesso, e che, si sfiocca in filamenti esili, numerosi, che costituiscono agli estremi i fascetti di fibre che fissano al cuore il corpo cardiaco".

Diese Fasern sind nicht muskulös (gegen Meyer und Cuénot). In dem genannten Stroma liegen zahlreiche Zellen dicht gedrängt. Sie sind rundlich, mit körnigem Protoplasma, häufig nicht scharf abgegrenzt, selbst auf Schnitten. Die Körnchen im Protoplasma sind relativ groß. Der ganze Bau stimmt mit dem des Herzkörpers der übrigen Anneliden überein. Im Herzen hat der Verf. auch Blutkörperchen beobachtet, er hat sie aber ebensowenig bei Polyophthalmus wie bei anderen von ihm untersuchten Anneliden sich

vom Herzkörper loslösen sehen (gegen CUÉNOT). Ueber die Funktion des Herzkörpers spricht sich MONTICELLI nicht aus, er verspart dies auf eine spätere, umfangreiche, vergleichende Arbeit über den Herzkörper der Anneliden, die aber bis jetzt, so viel ich weiß, nicht erschienen ist.

In seiner zusammenfassenden Uebersicht über die lymphoiden Organe der wirbellosen Tiere (1897) kommt CUÉNOT auf die Blutkörperchen der Polychäten und ihren Herzkörper zurück. Er sagt jetzt so ziemlich das Gegenteil von dem, was er 1891 so bestimmt angegeben hatte, ohne seine Sinnesänderung zu motivieren oder überhaupt seine früheren Beobachtungen zu erwähnen (siehe oben p. 291—294). Von den Gefäßamöbocyten sagt er: „on ne sait rien sur leur mode de formation“! Wenn er den Herzkörper als lymphoides Organ bezeichnet, so setzt er ein Fragezeichen dahinter. Was ihm früher gänzlich unwahrscheinlich erschien, nämlich die exkretorische Rolle des Herzkörpers, ist ihm jetzt ganz wahrscheinlich!

„CLAPARÈDE et EISIG en font un organe excréteur qu'ils rapprochent des chloragogènes en raison de sa pigmentation (intravasale Chloragogendrüsen); cette hypothèse est rendue tout à fait vraisemblable par les expériences de G. SCHNEIDER, qui a montré que le corps cardiaque de Terebellides Stroemi et Pectinaria hyperborea éliminait le saccharate de fer injecté dans le coelome.“

Auch bei den Oligochäten bezweifelt jetzt CUÉNOT die cytogene Rolle der verschiedenen intravasalen Zellkörper.

Der Herzkörper der Ampharetiden (A. Grubei) ist nach FAUVEL (1897) ein solider Strang („tige“) von tiefschwarzbrauner Farbe, der sich fast durch die ganze Länge des Herzens erstreckt. Sein hinteres Ende ist gablig geteilt. Die beiden Zipfel sind an der Darmwand an der Stelle befestigt, wo der Magen in den Oesophagus übergeht; das ist zugleich die Stelle, wo das Herz aus dem Darmsinus seinen Ursprung nimmt. Das Darmepithel geht direkt in das Gewebe des Herzkörpers über, der demgemäß als ein Anhangsgebilde des Darmes betrachtet wird. Er besitzt kein Lumen. Auf dem Querschnitt erscheint er aus radiär angeordneten, langgestreckten Zellen zusammengesetzt, deren gegen die Achse des Organes fadenförmig ausgezogene Enden sich hier miteinander verflechten. Man wird an den Querschnitt einer Apfelsine erinnert. Das Zellplasma enthält zahllose Pigmentkörnchen. Ein bindegewebiges Stroma existiert im Herzkörper nicht.

Was die Funktion des Herzkörpers anbetrifft, so glaubt FAUVEL nicht, daß er eine Bildungsstätte der Blutamöbocyten sei, sondern schreibt ihm folgende drei Funktionen zu:

„1° C'est un organe de soutien et de renforcement du cœur. 2° Il règle le cours du sang et l'empêche de refluer en arrière en fermant l'orifice des artères branchiales pendant la systole. 3° C'est un organe d'épuration du sang fixant sous forme de pigment les produits d'excrétion de celui-ci. Enfin il sécrète peut-être la chlorocruorine."

Was die Kontinuität des Herzkörpers mit dem Darmepithel anbetrifft, so gibt leider der Verf. zu diesem wichtigen Punkt keine Abbildungen.

Eine sehr eingehende Studie über den Herzkörper der Polychäten verdanken wir L. I. PICTON (1898/1899). Einleitend gibt er folgende kurze Definition des Organes. Es liegt im Rückengefäß oder „Kiemenherz" als ein stabförmiges Gebilde, das gewöhnlich vorn und hinten, bisweilen auch anderswo, an der muskulösen Wand befestigt ist, sonst aber frei im Lumen des Gefäßes liegt. Es ist häufig von zahlreichen Pigmentkörnchen dunkelbraun gefärbt. Die diese Körnchen enthaltenden Zellen sind klein und dickwandig. Sie besitzen wenig Protoplasma, aber deutlich unterschiedene Kerne.

Am eingehendsten beschreibt PICTON den Herzkörper bei den Cirratuliden, wo er das Maximum der Entwickelung erlangen soll. Bei Audouinia filigera liegt er in Form von 3 braunen Strängen in dem den ganzen Körper durchziehenden Rückengefäß und endigt vorn im 5. Segment, wo das Rückengefäß 2 rückläufige, mit den Kiemengefäßen in Verbindung stehende Seitengefäße abgibt. Die 3 Stränge sind intersegmental eingeschnürt, sie sind unregelmäßig verästelt, gefaltet und anastomosieren. An vielen Stellen sind sie durch feine Fortsätze mit der Gefäßwand verbunden. Der Herzkörper ist am Ende des ersten Drittels seiner Länge am stärksten entwickelt und verstopft hier, wie Verf. bei dem durchsichtigen Cirratulus chrysoderma gesehen hat, bei der Systole das Lumen des Gefäßes fast vollständig. Unzweifelhaft spielt er auch die Rolle einer Klappe.

Ueber die histologische Struktur des Herzkörpers von Audouinia läßt sich PICTON folgendermaßen aus. Jeder Strang besteht aus 3 Lagen, einem äußeren Endothel, einer Rinden- und einer Markschicht. Das Endothel wird direkt vom Blut bespült. Es besteht aus einer einzigen Zelllage, deren Kerne

von Abstand zu Abstand sichtbar sind. (Die Abbildungen lassen Zweifel an der wirklichen Existenz dieses Endothels einigermaßen gerechtfertigt erscheinen.) Die Rindenschicht besteht aus deutlichen, wohlbegrenzten Zellen, deren Kerne oft einen dunkel gefärbten Nucleolus besitzen. Sie enthalten, abgesehen von einigen gelben, lichtbrechenden Körnchen, wenig Einschlüsse. In der oberflächlichen Lage dieser Schicht stehen die Zellen dicht gedrängt, senkrecht zur Oberfläche, ihre Kerne liegen in ihrem äußeren Ende. In der tieferen Lage sind die Zellen unregelmäßiger und ihre Kerne seltener. Die in ihrer Mächtigkeit sehr variable Markschicht ist ein exquisit körnchenreiches Gewebe, in dem hier und da Kerne sichtbar sind. Die Zellgrenzen sind schwer zu erkennen. Von den zahlreichen, verschiedenartigen Körnchen scheinen die einen intra-, die anderen intercellulär zu sein. Neben diesen Körnchen kommen aber sehr auffällige Einschlüsse in der Markschicht vor, die PICTON folgendermaßen schildert:

„The medullary tissue contains numerous spherical cavities, the majority of which are occupied by from one to eight round or oat-shoped bodies. In those, which are round a ‚nucleus‘ is frequently well marked; and were it not for their large size, which give them a resemblance to ova, and the fact that the ‚nucleus‘ is the only spot stainable with most dyes, there would be little need for hesitation in pronouncing them to be single cells. Those which are oval in shape are much creased and folded; they stain irregularly with EHRLICHS haematein or with fuchsin, some folds colouring intensely, others hardly at all. Picric acid, used after haematein, stains the blood, and also stains parts of these bodies; but eosin, which likewise stains the blood, does not affect them.“ „Some of the spherical spaces are empty, whilst others again contain a colourless refringent, unstainable mass, dotted with numerous dark points. The mass does not quite fill the cavity, but the remaining space is partially occupied by a fine crumpled membrane which appears to ensheathe the colourless bodies. Smaller masses of the same unstainable material are seen in some sections embedded in the groundwork of the organ.“

Verf. beschreibt sodann eingehend die mikrochemischen Reaktionen der verschiedenen Einschlüsse des Herzkörpers in der Reihenfolge, in der sie seiner Meinung nach stufenweise ineinander übergehen. Er kommt bezüglich der Natur derselben zu den Schlußfolgerungen:

„that the brown granules, being soluble in caustic alkali solution, are not chitin; that they are not guanin, since they give no murexide reaction (in these points they differ from both kinds of Chloragogen described by SCHÄPPI in Ophelia); that the ovoid

crumpled structures are chitinous bodies; that fat is distributed in globules in the heart-body, especially in its periphery; that iron is distributed in larger and smaller granules, also especially in the periphery; and finally, that glycogen is probably absent".

Picton macht sodann auf gewisse Beziehungen zwischen dem Herzkörper und Peritoneum aufmerksam. Nach Fig. 2, Tafel 19 (Querschnitt) scheint es fast, als ob beide an gewissen Stellen ineinander übergingen.

Sternaspis, die Benham zu den Terebelliformia stellt, hat nach Picton keinen eigentlichen Herzkörper.

Chloraemidae. Picton erinnert an die Untersuchungen von Cunningham (1887/88) und von Jourdan (1887) über den Herzkörper von Siphonostoma. Er selbst findet, daß bei Untersuchung auf Querschnitten das Band, welches den Herzkörper darstellt, als eine Röhre erscheint, deren Wände zusammengepreßt sind, aber gewöhnlich doch ein Lumen frei lassen. Bezüglich der Kontroverse, ob das Lumen des Herzkörpers mit dem Darm kommuniziert (Jourdan) oder nicht (Bles), konstatiert Picton, daß das Organ in der Tat eine ansehnliche Strecke weit am Darm befestigt ist, daß aber eine offene Kommunikation zwischen Darmlumen und Herzkörperlumen nicht existiert. Die weiteren histologischen und histochemischen Details möchte ich hier übergehen. Bei Stylaroides hirsutus

„the heart-body folds have become rounded or flattened strings, which may run for considerable distances independently of one another. The cells in sections of 4 μ are clearly defined, and usually occupy the whole thickness of a strand, though occasionally a lumen is left. Except for brown granules, some of which are large and contain a dark central spot, there are few cell-contents."

Terebellidae. Der tiefbraune Herzkörper von Polymnia ist ein cylindrischer Stab, der sowohl an beiden Enden, als auch an anderen Stellen durch feine Fortsätze mit der Herzwand verbunden ist. Bei Terebellides Stroemii ist das Organ hohl, sonst bei den meisten Terebelliden solid. Bei Lanice conchilega besteht es aus mehreren Strängen, die denen von Stylaroides ähnlich sind. Das Organ ist bei den Terebelliden von einem feinen Endothel bedeckt; Rinden und Markschicht sind nicht unterscheidbar; die länglichen Zellen bilden eine Art Netzwerk, das von der zentralen Achse ausstrahlt. Ein einheitliches größeres Lumen fehlt, dagegen kommen zahlreiche intercelluläre

Räume vor. Die grüngelben Pigmentkörnchen sind gewöhnlich ein jedes in eine Vakuole eingeschlossen.

Entwickelung des Herzkörpers bei Polymnia nebulosa. Was PICTON hierüber mitteilt, ist von der größten Bedeutung. Bei einer Larve mit 13 Borstenpaaren war noch kein Herzkörper angelegt. Erst bei einer Larve von ca. 1,5 cm Länge tritt er als ein Büschel großkerniger Zellen im Rückengefäß auf.

„From the first it shows signs of pigmentation. Even in the living state a cavity can be recognised in it, whilst sections show that part at least of this cavity opens directly into the coelom on the ventral side of the heart just anterior to its origin. In other words, the heart-body is an in-pushing of the heartwall. It shows no connection whatsoever with the hypoblast. Later the open connection with the coelom appears to be narrowed, and finally obliterated."

Der Herzkörper sei also sicher ein rein mesoblastisches Gebilde. Am Schlusse der PICTONschen Arbeit findet sich eine Zusammenfassung, die auch wohlerwogene Schlußfolgerungen enthält und aus der ich das Wichtigste mitteilen muß.

Da der Herzkörper ein mesodermales Gebilde ist, so kann er nicht dem Darmdivertikel homolog sein, das bei Buchholzia und anderen Oligochäten in das Rückengefäß hineinragt (gegen HORST und BEDDARD). Wenn man aber im Auge behält, daß das Darmdivertikel dieser Formen, indem es in das Herz vordringt, die Herzwand mit ihrem Cölothel vor sich her treiben und in die Herzhöhle einstülpen muß, so ist nichtsdestoweniger klar, daß dieses letztere einen Teil des Herzkörpers bilden muß. Möglicherweise, sagt PICTON — und ich bemerke hierzu, daß ich mir unabhängig von ihm die gleiche Ansicht gebildet habe — ist es dieser mesodermale Teil des Herzkörpers, von dem der vordere Teil des Herzkörpers von Buchholzia herrührt, so daß dann wenigstens eine partielle Homologie mit dem Herzkörper der Polychäten bestünde. Nachdem einmal der mesodermale Ursprung des Herzkörpers nachgewiesen ist, so kann man, meint PICTON, die EISIGsche Interpretation desselben als intravasales Chloragogen, d. h. modifiziertes Peritonealgewebe, welches ursprünglich an der Außenseite des Rückengefäßes liegt, aber durch Einfaltung in sein Inneres zu liegen kommt, acceptieren. Dabei muß dem Ausdruck Chloragogen nur eine all-

gemeine, nicht eine speziell histochemische Bedeutung beigemessen werden.

Die Analogie des Chloragogens mit der Leber der Wirbeltiere wird geradezu auffällig, wo es den Herzkörper bildet. Dann liegt es ebenso in dem Blutstrom, der, vom Darm kommend, zu den Atmungsorganen geht, wie die Leber (im Pfortaderblut nämlich). Man hat deshalb Grund, anzunehmen, daß er eine ähnliche Rolle in der Oekonomie des Wurmes spielt, wie die Leber, soweit diese als Drüse ohne Ausführungsgang betrachtet wird. Doch kann diese Analogie nicht bis ins einzelne verfolgt werden. Glykogen scheint im Herzkörper zu fehlen. Dagegen wurde Fett und Eisen in ihm nachgewiesen und es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, daß letzteres Vorkommen auf hämatogene Funktionen hinweist. Die Rolle des Pigmentes und der Chitinkörper ist dunkel. Wenn es sich um Exkretionssubstanzen handelt, so ist schwer verständlich, wie ihre Entleerung aus dem Körper vor sich gehen kann. Verf. denkt an die Möglichkeit, daß vielleicht die Exkretionsprodukte durch die Herzwand hindurch ins Cölom befördert und dann durch Leukocyten zu den Nephridien getragen werden, oder daß sie ins Blut gelangen und in den Kiemen ausgeschieden werden; das letztere wäre aber nur für flüssige Substanzen möglich. — Bezüglich der mechanischen Funktionen des Herzkörpers kann als sicher gelten, daß er, als Klappe bei der Systole das Herz verstopfend, bewirkt, daß alles Blut in die Kiemen gelangt.

In der Arbeit von Guido Schneider (1899, vorläufige Mitteilung 1897) über Phagocytose und Exkretion bei den Anneliden ist bezüglich des Herzkörpers der Polychäten besonders der Nachweis des Vorkommens von Eisen im Herzkörper der Terebelloiden und Amphicteniden von großer Bedeutung.

„Bei intakten Exemplaren zeigte die Berlinerblaureaktion häufig, wenn auch nicht jedesmal, Eisen in den Herzkörperzellen, das sich in rundlichen Körnchen findet, die sich intensiv bläuen und zwischen den grüngelben zerstreut sind."

Die größten Ansammlungen von Eisen fand Verf.

„bei Pectinaria hyperborea, wo alle übrigen Teile der Herzkörperzellen derart von den eisenhaltigen Körnchen verdeckt sind, daß man oft nur den Kern innerhalb einer blauen Körnchenmasse erkennen kann".

Schneider ist ganz mit Picton einverstanden, wenn dieser seinen (Schneiders) Vergleich der Chloragogen-

zellen mit Leberzellen auch auf die Herzkörperzellen ausdehnt. Es will ihm nämlich scheinen,

„daß die grünlichgelben, die eisenhaltigen und andere Körnchen in den Herzkörperzellen nichts anderes als aufgespeicherte Reservenahrung sind, ebenso wie die fetthaltigen Körnchen, die sich durch Osmiumsäure schwarz färben, und daß alle diese Körnchen, ebenso wie in den Chloragogenzellen, direkt von dem Protoplasma gebildet werden aus flüssigen Substanzen, die aus dem Blute bezogen werden“.

Die von PICTON bei Audouinia filigera beschriebenen „oatshaped bodies“ im Innern des Herzkörpers hält SCHNEIDER für Entwickelungsstadien von Parasiten. Wiederholt betont er, daß den Chloragogenzellen der Oligochäten am meisten die Zellen des Herzkörpers der Polychäten analog zu sein scheinen, die phagocytäre Natur der letzteren sei aber leider bisher noch nicht nachgewiesen.

Ueber den Herzkörper der Polychäten urteilen WILLEM und MINNE (1899) folgendermaßen. La présence du corps cardiaque chez les Annélides sédentaires

„va généralement de pair avec l'absence du revêtement chloragogène des vaisseaux, et les corpuscules qu'il renferme rappellent par leur aspect, sinon par leur composition chimique qui n'est pas connue, les grains chloragogènes des autres Chétopodes. Avec quelques auteurs, nous considérons ce corps cardiaque comme un organe dépurateur et, reprenant une opinion émise par CLAPARÈDE et par EISIG, nous l'identifions avec un corps chloragogène intra-vasculaire.“

Dieselben Forscher schreiben (1899) den Blutamöbocyten auch eine exkretorische Rolle zu. Sie entziehen dem Blute gewisse Exkretstoffe. Beladen mit solchen Stoffen wandern sie, was die Verff. allerdings nicht direkt beobachtet, sondern nur aus cytologischen Befunden erschlossen haben, in das Darmepithel ein, bilden dort die vielfach beschriebenen „gelben Zellen“ und fallen schließlich in das Darmlumen.

Bei ihren Studien über die Arenicoliden (1900) haben GAMBLE und ASHWORTH auch den Herzkörper untersucht, der übrigens bei A. Claparèdii und A. cristata fehlt. Er findet sich hier nicht im Rückengefäß, sondern in beiden kontraktilen, als Herzen bezeichneten Gefäßschläuchen, welche das Darmgefäßnetz mit dem Bauchgefäß verbinden. Bei postlarvalen oder ganz jungen Exemplaren von A. marina ist er noch nicht vorhanden, erst bei 65 mm langen Individuen ist er aufgetreten.

„At this stage of growth, the wall of the heart consists of an outer peritoneal cubical epithelium and an inner but indistinct endothelium. Between these two layers it is not possible to detect any muscular tissue. The cavity of the heart is, however, invaded by strands of cells which repeat the structure of the heart wall, and are probably invaginations of it. In A. Grubei the invagination is clearly marked. Later on, as the muscular tissue develops in the wall of the heart, fresh invaginations occur, composed of an extremely delicate endothelium, a muscular layer and a mass of cells, some granular, some glandular, forming a fairly definite lining to the invagination, but projecting at their free ends into an irregular lumen, partially blocked up by cells within which yellowish or yellowish-brown granules may be seen."

Aehnlich sind die Verhältnisse bei Arenicola Grubei. Bei 140 mm langen Exemplaren

„the first traces of the heart-body are found as a few short and apparently solid ingrowths of the muscular and peritoneal layers of the heard wall. These ingrowths occur on the posterior (and to some extent outer) surface of the heart, where the muscular layer is specially developed". „The granular chloragogenous bodies are in this way carried into the cavity of the heart."

Die Wandung des Herzkörpers zeigt, da er aus einer Einstülpung des Herzens hervorgegangen, die umgekehrte Schichtenfolge der Herzwand, d. h. zu äußerst ein Endothel, dann die Muskelschicht und zu innerst die Peritonealzellen. Bei älteren Exemplaren (200 mm) nimmt die Zahl der Einwucherungen von der hinteren Herzwand zu. Einige entwickeln sich auch von der gegenüberliegenden Wand.

„In these the neck of the involution is hollow, showing the nature of the ingrowth, involving, as it does, the entire thickness of the wall of the heart and a virtual extension fo the coelom into the processes."

Die Verfasser beschreiben auch kurz die Bildung des Herzkörpers von A. ecaudata, die sich von der bei A. Grubei nicht nennenswert unterscheidet. Die Befunde bestätigen also Eisigs Suggestion, daß der Herzkörper intravasales Peritonealgewebe sei. Bezüglich seiner Funktion sagen die Verfasser:

„The heart-body, in fact, appears to be a means of preventing regurgitation of the blood into the gastric plexus after systole, and of ensuring its passage into the ventral vessel."

Ob er auch exkretorische Funktionen habe, könne erst entschieden werden, wenn die Natur der Chloragogensubstanzen besser bekannt sein werde.

In seiner Arbeit über die Anatomie von Scalibregma inflatum (1901) macht ASHWORTH die einigermaßen überraschende Mitteilung, daß ein Herzkörper fehlt, überraschend deshalb, weil die Scalibregmiden mit den Arenicoliden und Opheliaceen verwandt sind. Im roten Blutplasma finden sich spärliche rundliche oder ellipsoidische Blutkörperchen mit vorspringendem Kerne. Es ist schwer festzustellen, wo sie gebildet werden,

„but apparently some arise from the cells lining the wall of the dorsal vessel, especially in the region of the heart and blood-reservoir“.

In einem Exemplar fand Verf. eine Masse von Körperchen im Bauchgefäß unmittelbar hinter dem 4. Diaphragma. Diese Körperchen zeigten dasselbe Verhalten gegenüber Farbstoffen, wie die Zellen der unmittelbar benachbarten Gefäßwand. Vielleicht werden Blutkörperchen in den Gefäßen an verschiedenen Stellen gebildet.

Rückblick.

Werfen wir einen Rückblick auf die zusammengestellten Angaben über das wichtigste intravasale Zellgebilde der Polychäten, den Herzkörper, so sehen wir, daß sie vielfach auseinandergehen. Immerhin zeigt sich in der neuesten Zeit eine größere Uebereinstimmung zwischen den Autoren.

Die eine fundamentale Tatsache scheint jetzt ziemlich gesichert zu sein, die nämlich, daß das den Herzkörper ausfüllende Zellenmaterial cölothelialen Ursprungs ist, daß es sich hier um eine exotropische Wucherung oder Ausstülpung der Cölomwand in das Gefäßlumen handelt, auf die sich sogar die Muskulatur (und das Gefäßendothel [?]) fortsetzen kann. In diesem Sinne, und auch deshalb, weil die Zellen des Herzkörpers vielfach auffallende Aehnlichkeit mit Chloragogenzellen zeigen, hatte EISIG gewiß recht, wenn er den Herzkörper eine intravasale Chloragogendrüse nannte. Die Annahme, daß der Herzkörper von der entodermalen Darmwand abstamme, läßt sich heutzutage nicht mehr halten.

Sehr dunkel ist noch die Funktion des Herzkörpers, die eine mehrfache zu sein scheint. Höchst wahrscheinlich dient er

zunächst überall als Klappe. Daß er, wie die Klappen der Hirudineen und Oligochäten (?), eine cytogene Funktion habe, dafür sind geringe Anhaltspunkte vorhanden. Und doch wäre eine solche Funktion bei der so häufigen Lage des Herzkörpers auf dem Wege vom Darmblutsinus zu den Kiemen, wie mir scheint, ziemlich verständlich. Es hätten die zur Loslösung bestimmten Zellen Gelegenheit, sich mit Eiweißkörpern zu beladen, die dann in den Atmungsorganen, ähnlich wie das Hämoglobin, Sauerstoff aufnehmen und im weiteren Kreislauf, von den Blutkörperchen getragen oder im Blutserum gelöst, weitere Verwendung finden könnten. Auch der Nachweis von Eisen im Herzkörper legt den Gedanken an Beziehungen zur Atmung nahe. Am meisten fraglich scheint mir die exkretorische Bedeutung des Herzkörpers zu sein.

Der Nachweis der cölothelialen Natur des Herzkörpers der Polychäten scheint zu der vorläufigen Annahme zu berechtigen, daß auch die bei Hirudineen und Oligochäten in das Gefäßlumen vorragenden Zellen oder Zellenkomplexe cölothelialen Ursprungs sind. Würde sich dies bestätigen, so wäre damit auch der cölotheliale Ursprung der Amöbocyten des Blutes sehr wahrscheinlich gemacht.

D. Echiurida.

Nach Spengel (1879) sind die Blutzellen des sich verwandelnden Embryos des Bonelliaweibchens identisch mit den Zellen der Leibeshöhle, was ihn zu der Annahme führt, daß die letztere mit dem Blutgefäßsystem kommuniziere. Eine solche Kommunikation ist aber nach demselben Autor (1880) bei Echiurus Pallasii nicht vorhanden, wo die amöboiden Blutkörperchen in der Leibeshöhle und im Blutgefäßsystem auch identisch sind.

4. Ontogenie des Blutgefäßsystems der Anneliden. Regenerationserscheinungen.

In seinen „Embryologischen Studien an Würmern und Arthropoden" bildet Kowalevsky (1871) den Querschnitt eines Embryos von Euaxes (Taf. V, Fig. 38) ab, auf dem die Anlage des Bauchgefäßes als ein dem Entoderm anliegender, aus ca. 3 Zellenlagen bestehender Zellhaufen dargestellt ist, dessen äußerste Zelllage sich seitlich in die Splanchnopleura fortsetzt.

Bei Lumbricus hat KOWALEVSKY das Vorhandensein des Gefäßsystems schon auf einem Stadium konstatiert, wo die Mesodermplatten den Dottersack erst halb umwachsen haben. Es besteht dann

„aus einem Bauchgefäß und den seitlichen Schlingen, welche den Dissepimenten entlang nach oben gehen, ferner aus zwei seitlichen Gefäßstämmen, welche sich an den Grenzen des auf dem Dottersacke ausgebreiteten mittleren Blattes hinziehen und nach vorn in das Rückengefäß, welches auf dem Oesophagus liegt, übergehen. Bei der Ausbreitung des mittleren Blattes und seinem Zusammentreten auf der Rückenseite, welche vom vorderen Ende beginnt, schmelzen diese beiden, gewissermaßen den Sinus terminalis bildenden Gefäßstämme zusammen, und es entsteht somit das Rückengefäß."

„Was den Ort anbetrifft, wo sich die Gefäße anlegen, so ist es nicht schwer, für die Hauptstämme zu beweisen, daß sie aus den Zellen entstehen, welche sich zwischen dem Darmdrüsen- und dem Darmfaserblatte ansammeln und von einem dieser Blätter abstammen. Die Querstämme bilden sich an den Stellen, wo sich die beiden Dissepimentwandungen an dem Darmdrüsenblatt anstoßen; von hier stülpten die Gefäßanlagen das Darmfaserblatt zu einer Falte aus, welche, das Gefäß umgebend, sein Muskelsystem bildet. Ich muß hier noch erwähnen, daß von dem als Sinus terminalis bezeichneten Gefäße noch kleine Stämme nach unten sich fortsetzen, die meiner Ansicht nach als Auswüchse des schon gebildeten Gefäßes anzusehen sind, weil das mittlere Blatt noch nicht so weit ausgebreitet ist. Obgleich ich das Epithelium in den Gefäßstämmen der Lumbricineen nicht beobachtet habe, so ist doch seine Anwesenheit kaum zu bezweifeln, wie auch die beschriebene Bildung der größeren Stämme, welche so vollständig mit demselben Prozesse bei den Wirbeltieren übereinstimmt."

Vgl. mit diesen Beobachtungen die Thesen 29, 30, 32; p. 198/199.

In den Mitteilungen von GIARD (1876) über die Entwickelung von Salmacina Dysteri HUX. findet sich die Bemerkung, daß auf einem gewissen Stadium, wenn die Fettkörperchen im Entoderm resorbiert werden, unter der Mesodermmembran (— d. h. doch wohl zwischen dieser und dem Entoderm —) ein freier Raum sich erhält,

„la cavité sanguine primitive, laquelle se prolonge à l'intérieur des tentacules céphaliques".

Hochinteressant sind die Beobachtungen, die HATSCHEK (1878) am Darmfaserblatt der Polygordiuslarve während der 4. Entwickelungsperiode angestellt hat, die dadurch charakterisiert

ist, daß die Kopfblase den Gipfelpunkt ihres Wachstums erreicht und der Rumpf eine wurmförmige Gestalt annimmt. Während dieser Periode legt sich das Darmfaserblatt, das ganz getrennt vom Darme entstand und von demselben durch die primäre, mit der Kopfhöhle in Zusammenhang stehende Leibeshöhle getrennt war, an das Darmdrüsenblatt an, wobei die primäre Leibeshöhle schließlich vollständig verdrängt wird. Dabei konnte HATSCHEK folgendes beobachten:

„Die Darmfaserplatte, die nur aus einer einfachen Lage dünner, abgeplatteter Zellen besteht, beginnt sich nun zuerst mit jener Stelle, wo sie mit den Dissepimenten zusammenhängt, an das Darmdrüsenblatt anzulegen; zugleich sah ich von den Zellen der Darmfaserplatte feine, verästelte Ausläufer durch die primäre Leibeshöhle zum Darmdrüsenblatte ziehen.“ Bei Reizung der Larve „kann man eine interessante Beobachtung am Darmfaserblatte machen. Dieses kontraktile Blatt legt sich nämlich unter Verdrängung der primären Leibeshöhle — die Leibeshöhlenflüssigkeit wird, wie es scheint, in die Kopfhöhle getrieben — vollkommen an das Darmdrüsenblatt an. Zugleich wird der Darm dort, wo die Dissepimente sich ansetzen, durch stärkere Kontraktion ringförmig eingeschnürt. . . .“

Aber immer ist noch der Darm innerhalb des Mesodermrohres verschiebbar.

HATSCHEK sagt ausdrücklich, daß er vom Blutgefäßsystem an den jungen, von ihm untersuchten Polygordien noch nichts habe nachweisen können.

Nach allem, was wir heutzutage wissen, fällt es nicht schwer, diese Beobachtungen in bestimmter Weise zu deuten, das Beobachtete in einen großen Kreis ähnlicher Erscheinungen einzuordnen. Der Raum zwischen Darmfaserblatt und Darm ist gewiß ein embryonaler Darmblutsinus, in dem überall, auch wenn er beim erwachsenen Tiere vorkommt, das Blut durch die ihn außen begrenzende Schicht des Darmes nach vorn getrieben wird. Beim erwachsenen Tier ist es die Muscularis des Darmes, welche diese antiperistaltischen Kontraktionen ausführt, hier bei der Larve ist es das Darmfaserblatt, „eine einfache kontraktile Lage dünner, abgeplatteter Zellen“. Also ein kontraktiles Epithel ohne Muskelfibrillen, wie etwa an Gefäßschlingen bei Oligochäten! Nach der Theorie geht aus einem solchen Epithel durch Delamination cölexotropisch, d. h. gegen den Darmblutsinus zu, eine Muscularis hervor, während die zurückbleibende, die Leibeshöhle auskleidende Zellenschicht das Peritonealendothel liefert. HATSCHEK

hat also in Wirklichkeit doch, entgegen seiner eigenen Aussage, das erste Auftreten des Blutgefäßsystems bei Polygordius beobachtet.

In seinem „Handbuch der vergleichenden Embryologie" (1. Band, 1880) macht F. M. BALFOUR die, wie mir scheint (vide These 29) sehr zutreffende Bemerkung, daß die Entstehung des Rückengefäßes bei Lumbricus und Criodrilus durch Verschmelzung zweier lateraler Gefäße eine Eigentümlichkeit sei,

„die wahrscheinlich durch die spät erfolgende Ausdehnung des Mesoblasts in die Dorsalgegend zu erklären ist".

Von kapitalem Interesse für die Theorie des Hämocöls sind die Beobachtungen über die Entwickelung des Blutgefäßsystems von Polychäten, die SALENSKY (1882/1883) publizierte. Untersuchungsobjekte waren Psygmobranchus und Terebella. Einige Tage nach dem Ausschlüpfen bemerkt man bei den Larven von Psygmobranchus

„zwischen dem Epithel des Hinterdarms und dem Darmfaserblatt eine mit klarer Flüssigkeit erfüllte Höhle, welche nach außen von einer einzelligen Schicht des Darmfaserblattes begrenzt ist. Die Wand dieser Höhle ist kontraktil und zeigt ziemlich regelmäßige Pulsationen, wodurch die Flüssigkeit nach vorn getrieben wird. Da Blutgefäße noch nicht vorhanden waren, so konnte ich die Bedeutung dieses perigastralen Raumes nicht ganz genau bestimmen, bis ich bei Terebella auf Verhältnisse stieß, die denen bei Psygmobranchus vollkommen entsprechen. Der Bildung der Blutgefäße bei Terebella ist ebenfalls eine solche perigastrale Höhle vorhergegangen, welche aber nicht um den Hinter-, sondern um den Mitteldarm sich bildet. Man kann auch dort die Pulsationen beobachten, welche aber schwächer als beim Psygmobranchus sind. Von dieser primitiven Bluthöhle geht nun die Entwickelung der Darmgefäße aus. Letztere bilden sich früher als die Gefäße der Haut und erscheinen in Form von longitudinalen Ausstülpungen der Darmfaserhaut, welche sich immer mehr und mehr von derselben abhebt und sich schließlich vollständig abtrennt. Hieraus wird verständlich, daß die Blutgefäße des Darmes lange Zeit mit dem perigastralen Blutraum in Verbindung stehen und von ihm das Blut erhalten. Diese Bildungsweise der Blutgefäße ist von besonderem Wert, wenn man diese mit den Blutgefäßen im ausgebildeten Zustande bei den niederen Anneliden vergleicht. Bei Protodrilus Leuckartii (HATSCHEK) ist z. B. ein solches Verhalten des Blutgefäßsystems auch im ausgebildeten Zustand vorhanden, was zum Beweis dienen kann, daß wir es hier mit primitiven Zuständen des Blutgefäßsystems

zu tun haben. Außerdem ist dieses Verhalten nicht ohne Bedeutung für die allgemeine Auffassung des Blutgefäßsystems und seine Beziehungen zu den Lymphräumen resp. zur Leibeshöhle und zeigt uns namentlich, daß die Blutgefäße mit den Lymphräumen zuerst in keiner Verbindung stehen und sich vollständig unabhängig von letzteren bilden."

Von diesen Ausführungen ist Satz für Satz für uns von Wichtigkeit.

Im folgenden Jahre (1883) gibt SALENSKY genauere Auskunft über die Entwickelung der Blutgefäße von Terebella. Die Blutgefäße treten erst spät auf. Trotzdem besitzt das Tier, also noch vor ihrem Auftreten, Blut und Cirkulationsorgane. Diese bestehen aus einem den mittleren Teil des Darmrohres umgebenden Blutraum zwischen Entoderm und Splanchnopleura, der mit hellgelblicher Flüssigkeit erfülllt ist. Dieser Hohlraum ist nur dann unterscheidbar, wenn die Splanchnopleura (— es heißt gewiß irrtümlich „Somatopleura" —) sich vom Entoderm entfernt, d. h. während der Diastole. Der Darmsinus ist also nur beim lebenden Tier zu beobachten. An Konservaten und Schnitten schmiegt sich die Splanchnopleura infolge der erfolgten Kontraktion dem Darmepithel dicht an. — Die Bildung der Gefäße beginnt im vorderen Teil der Rumpfregion („région somatique") von Terebella. Zuerst treten die Anlagen des Herzens und der vorderen Teile des Bauchgefäßes auf.

„Sur des coupes transversales d'une Terebella à 20 segments on reconnaît dans la splanchnopleure sur les lignes médio-ventrale et médio-dorsale un amas cellulaire qui débute dans la partie antérieure du tube digestif et s'étend quelque peu en arrière. Cet amas cellulaire constitue la première ébauche des vaisseaux dorsal et ventral de l'intestin. Chez une Terebella à 23 segments cette ébauche proémine au-dessus du niveau de la splanchnopleure; on reconnaît dans son intérieur la présence d'une cavité, qui est en communication avec la cavité périgastrique et qui constitue l'ébauche de la cavité du vaisseau futur."

Bei einer Terebella von 25 Segmenten bilden die Anlagen der Hauptgefäßstämme

„deux gouttières dont les bords reposent sur l'intestin. Chacune renferme une cavité considérable qui comme précédemment est reliée à la cavité périgastrique. Dans l'ébauche du vaisseau dorsal les bords de la gouttière sont beaucoup plus rapprochés que ceux de l'ébauche du vaisseau ventral; c'est pourquoi l'ébauche du vaisseau dorsal affecte la forme d'un cylindre fendu sur sa

ligne médiane dans l'endroit même où il touche à l'entoderme." — „Les bords de la gouttière n'ont qu'à se réunir pour former des troncs situés sur les lignes médio-ventrale et médio-dorsale du tube digestif . . . ." „En effet cela ne tarde pas à avoir lieu. Ainsi chez une Terebella à 28 segments les ébauches des vaisseaux sont remplacées par des vaisseaux sanguins définitivement développés, qui affectent la forme d'un tube." „Les parois des vaisseaux consistent en une seule couche de cellules aplaties, exactement semblables à celles de la splanchnopleure dont elles dérivent. Il est évident, d'après la description de l'évolution des vaisseaux ventral et dorsal, que je viens de donner, que leur portion postérieure n'est pas fermeé, mais s'ouvre dans le sinus intestinal. Ainsi les vaisseaux sanguins ne sont en définitive que des prolongements de cette cavité. La cavité périgastrique représente toujours un organe central où a lieu la formation du sang, d'où le sang est lancé en avant dans le vaisseau dorsal et où il revient par le vaisseau ventral."

Von den Kiemengefäßen sagt SALENSKY, daß es ihm scheine, daß sie als hohle Fortsätze der Hauptstämme auftreten.

KLEINENBERG bildet (1886) eine solide Anlage des Vas ventrale von Asterope ab. Die peripheren Elemente dieses Stranges sollen die Gefäßwandung herstellen, während aus der axialen Zellenmasse, die sich allmählich lockert oder auch teilweise auflöst, die Blutkörperchen und die Blutflüssigkeit hervorgehen sollen.

Nach ED. MEYER behauptet NUSBAUM (1886) in einer mir nicht zugänglichen Arbeit das nämliche für das Rücken- und Bauchgefäß von Clepsine.

EMERY hat (1886) bei Gelegenheit der Untersuchung der Regeneration der hinteren Körpersegmente einiger Polychäten (Lumbriconereis, Alciopiden, Nephthys scolopendroides) auch der Regeneration des Blutgefäßsystems seine Aufmerksamkeit gewidmet. Das Blut zeigt sich zuerst als ein gerinnbares Transsudat zwischen Darm und Mesoderm sowohl als auch zwischen den Mesodermsegmenten. Es verhält sich den Farbstoffen gegenüber etwas anders als die Cölomflüssigkeit. Im Blute zerstreut finden sich einige zellige Elemente.

„Plus tard, l'on voit se dessiner grossièrement les troncs longitudinaux dorsal et ventral, réunis par des arcs anastomotiques. Ces vaisseaux semblent n'avoir pas de parois propres; néanmoins il faut admettre qu'ils sont limités par une mince membrane, en rapport avec le plasme de quelques cellules mésodermiques, dont

on voit les noyaux épars à la surface des vaisseaux. En suite les arcs vasculaires segmentaires invaginent la paroi des cavités segmentaires, dans lesquelles ils paraissent alors suspendus, entourés d'éléments mésodermiques."

Interessant sind EMERYS Bemerkungen über die Aehnlichkeit der das Rückengefäß und gewisse Kapillaren auskleidenden unpigmentierten Peritonealzellen mit den pigmentierten Zellen

„qui se trouvent en rapport avec un réseau vasculaire spécial chez la sangsue".

Gemeint ist hier offenbar das Botryoidalgewebe. Besonders an der Innenseite der Leibeswand von Nephthys, wo sie in die Leibeshöhle vorragen, bilden diese unpigmentierten Zellen mit ihren Gefäßen zahlreiche Läppchen

„dont l'ensemble rappelle à l'esprit le corps adipeux des insectes. Le vaisseau dorsal entre en rapport avec des faisceaux musculaires transversaux, qui dérivent de la musculature circulaire de l'intestin et qui, venant des deux côtés, se rejoignent sur le côté dorsal du vaisseau."

FRAIPONT stellt (1887) die ontogenetische Entstehung des Blutgefäßsystems von Polygordius neapolitanus folgendermaßen dar:

„La lame interne" (der Mesodermblasen) „accolée à l'intestin, beaucoup moins épaisse que l'externe constitue une lamelle entourant plus ou moins intimement le tube digestif, c'est la couche splanchnique du péritoine. Cette membrane se confond sur la ligne médio-dorsale et médio-ventrale avec la couche somatique pour former deux mésentères respectivement dorsal et ventral fixant le tube digestif en place. Les deux lamelles des mésentères ne sont pas accolées l'une à l'autre sur toute leur hauteur. Elles laissent libre entre elles et le tube digestif un petit canal longitudinal, sub-triangulaire visible dans toute l'étendue du tronc. Ce n' est pas autre chose qu'un reste de l'ancienne cavité du blastocèle qui forme ici les futures vaisseaux dorsal et ventral."

Nach WILSON (1889) ist beim Regenwurm das Bauchgefäß das erste, welches sich bildet. Es tritt in der ventralen Mittellinie, kurz nachdem die Mesoblastsegmente hier zur Verschmelzung gelangt sind, als ein Hohlraum auf, welcher zwischen der Urdarmwand und dem Mesoblast liegt. Zuerst hat es keine eigene Wand, indem es unten vom Mesoblast, oben vom Entoblast begrenzt ist,

„so that it would seem to represent a part of the original cleavage cavity".

Hier und da freilich sieht man in seinem Verlaufe eine vereinzelte Zelle auf seiner Dorsalseite, dem Entoblast angeschmiegt, auftreten. Später — oder was dasselbe sagen will, weiter vorn — nehmen diese Zellen an Zahl zu, so daß das Gefäß in eine besondere eigene Wandung eingeschlossen wird und „appears to lie in the splanchnic mesoblast". Den genauen Ursprung der Wandung hat WILSON nicht ermitteln können.

„But without being able to give absolute proof, I believe them to arise from cells which migrate out of the mesoblast."

Bezüglich des Rückengefäßes kann WILSON die KOWALEVSKYsche Entdeckung der doppelten Anlage bestätigen. Die beiden Anlagen treten in derselben Weise auf, wie die des Bauchgefäßes, indem sie sich zuerst als Hohlräume zwischen der Splanchnopleura und dem Entoblast bemerkbar machen, schließlich aber eigene Wandungen bekommen. Das Zusammenwachsen der paarigen Anlagen des Rückengefäßes (von vorn nach hinten) erfolgt im ganzen in demselben Maße, in dem die Mesoblastsegmente über dem Darm zusammenwachsen. Doch bleiben sie gegenüber den letzteren etwas zurück, so daß sie in der hinteren Region immer noch lateral liegen und paarig sind, wenn der Darm schon vollständig vom Mesoderm umwachsen ist.

Die bekannten entwickelungsgeschichtlichen Oligochäten-Untersuchungen von FR. VEJDOVSKY (1888—1892) enthalten in ihrem Schlußkapitel Beobachtungen über die Ontogenie des Blutgefäßsystems.

I. Bildung des Gefäßsystems von Rhynchelmis. Sowohl bei Rhynchelmis als bei Lumbriciden legt sich zuerst das Bauchgefäß an. Seine Bildung schreitet von vorne nach hinten fort. Die erste Anlage erscheint bei Rhynchelmis an Querschnitten in Form von 3—4 in der Medianlinie liegenden höheren Zellen des einschichtigen, sonst niedrigen, dem Dotter anliegenden Splanchnopleura-Epithels. Diese einschichtige Splanchnopleuraverdickung zeigt sich zuerst im 2. Körpersegment. Ein Mesenterium ist schon auf diesem Stadium nicht mehr sichtbar. Splanchnopleura und Somatopleura sind in der ventralen Mittellinie vollständig voneinander getrennt. Später zeigt der Querschnitt die verdickte Stelle der Splanchnopleura, welche die Anlage des Bauchgefäßes darstellt,

„als ein Syncytium mit einer feinkörnigen plasmatischen Grundsubstanz, in welcher die intensiv sich färbenden runden Kerne ohne bestimmtere Anordnung eingebettet sind."

Diese solide embryonale Bauchgefäßanlage verharrt sehr lange im Niveau der Splanchnopleura. Wie aus ihr das spätere sinusartige Darmgefäßnetz und aus diesem das Rückengefäß zu stande kommt, hat VEJDOVSKY nicht genauer verfolgt.

„Der plasmatische internukleäre Inhalt der Bauchgefäßanlage ist später sehr verdünnt und erscheint schließlich als eine wasserklare Blutflüssigkeit."

Auf diesem Stadium ist, wie die Figur zeigt (Taf. XXII, Fig. 11), wieder ein aus zwei auseinanderweichenden Lamellen bestehendes Mesenterium zwischen Bauchgefäß und Bauchmark vorhanden. Im Bauchgefäß sind die Kerne innerhalb der Grenzlinie liegend gezeichnet. Erst nachträglich rückt das Bauchgefäß tiefer in die Leibeshöhle, „wobei sich die definitiven Mesenterien bilden".

Ueber die Entwickelung des Rückengefäßes teilt VEJDOVSKY nichts Näheres mit.

Wichtig ist, was VEJDOVSKY über die Bildung der Seitenzweige, der Seitengefäße und der blinden Ampullen der Seitenzweige ermittelt hat. Die Seitengefäße werden in der Abbildung so dargestellt, daß eine scharfe Linie den Inhalt, die rote Blutflüssigkeit, begrenzt. Dieser Linie liegen Epithelzellen mit ihren Kernen außen an.

„Die Seitenzweige entspringen aus dem Hauptstamme"

(d. h. sie stülpen sich aus ihm aus)

„dort, wo der Kern der eigentlichen Gefäßwand gelagert ist. An dieser Stelle entsteht"

ein Höckerchen.

„Der Kern kann sich vergrößern und bald teilen, so daß man in solchen sich anlegenden Seitenknospen je 2 Kerne vorfindet."

Gewöhnlich aber bleibt der Kern einfach und liegt an dem Scheitel des jungen Gefäßhöckers. Dieser

„sproßt weiter in die Länge und erscheint dadurch als ein gewöhnliches Seitengefäß mit eigenen Wandungen und terminalem Kerne; soll sich nun dieses Seitengefäß wieder weiter verzweigen, so geht diesem Vorgange zuerst die Teilung des terminalen Kernes voraus".

Wenn, wie ich glaube annehmen zu dürfen, die Zellen der Gefäßwandungen einfach Cölothelzellen sind, die ihre Basis dem

Lumen zukehren, so haben wir hier einen instruktiven Fall des selbständigen Wachstums derartiger Röhren vor uns.

II. Lumbriciden. Auch hier erscheint das Bauchgefäß ziemlich früh als eine Verdickung der Splanchnopleura längs der Medianlinie des embryonalen Hypoblasts. Während sie hinten noch an die einfache Splanchnopleuraverdickung der Anlage des Rhynchelmisbauchgefäßes erinnert, ist sie vorn viel voluminöser, indem hier die Zellen in größerer Anzahl vorhanden sind.

„Sie sind auch von verschiedener Gestalt, die peripheren sind meist kleiner, und ihre Kerne färben sich intensiv rot, während die zentral liegenden meist mit einem hyalinen Plasma und größeren blassen Kernen versehen sind. Hin und wieder trifft man allerdings auch in der Mitte des Bauchgefäßstranges eine kleinere Zelle mit tief rotem Kerne."

„Die Querschnitte zeigen demnach sehr überzeugend, daß das Bauchgefäß als solider Zellenstrang angelegt wird."

Als interessant bezeichnet es Vejdovsky, daß das Bauchgefäß in einem bestimmten anormalen Falle, bei einem Zwillingsembryo nämlich,

„in diesem soliden Zustande verharrt, wenn es auch von den Mesenterien umwachsen wird".

Das sind nun allerdings Angaben, die für meine theoretischen Ansichten ungünstig lauten. Die solide Anlage des Bauchgefäßes ließe sich ja vielleicht noch deuten, aber die sekundäre Umwachsung der soliden Bauchgefäßanlage durch die Mesenterien doch gewiß nicht! Analysiert man die zitierten Abbildungen (Taf. XXVII, Fig. 4 u. 5), so konstatiert man, daß es sich nicht um ein mediales Mesenterium handelt, sondern um zwei seitliche, ein rechtes und ein linkes, die von der Ventralseite des Darmrohres zu den lateralen Teilen des Bauchmarkes divergierend hinziehen, ohne die Bauchgefäßanlage, die frei zwischen ihnen liegt, auch nur zu berühren. Was ist nun der zwischen diesen beiden „sekundären Mesenterien" eingeschlossene Hohlraum; ist es ein Abschnitt des echten Cöloms oder ein Rest der Furchungshöhle? Ich weiß es nicht. Bei Betrachtung der Fig. 5 kann man sogar zu der Vermutung kommen, daß er das Hämocöl, d. h. das Lumen des Bauchgefäßes und daß die sekundären Mesenterien seine seitlichen Wandungen sind, die „solide Anlage des Bauchgefäßes" aber irgend ein intravasales Zellenmaterial. — Jedenfalls ist weitere Aufklärung dringend nötig.

Vejdovsky diskutiert die früheren Beobachtungen der Autoren über die Ontogenie des Blutgefäßsystems und konstatiert

die Uebereinstimmung mit KOWALEVSKY mit Bezug auf die solide Anlage des Bauchgefäßes. Er verbreitet sich sodann über die abweichenden Angaben von WILSON über die Entstehung des Bauchgefäßes beim Regenwurm. Nach WILSON hätte das Bauchgefäß zuerst keine eigentlichen Wandungen und würde die ursprüngliche Furchungshöhle repräsentieren. Erst nachträglich würden sich die Zellen an der Peripherie dieser Höhle vermehren und das fertige Bauchgefäß im splanchnischen Mesoblast liegen.

Dagegen hat VEJDOVSKY folgendes zu bemerken:

„Es ist richtig, daß ein Hohlraum zwischen der Splanchno- und Somatopleura, in der Medianlinie der Leibeshöhle, sehr frühzeitig vorkommt. Ich bilde denselben bei Rhynchelmis in Fig. 12 und 8 auf der Taf. XXI (*m*) ab. Er kommt aber nicht in allen nacheinander folgenden Schnitten zum Vorschein, so daß man ihn nicht als eine kontinuierliche Längsbahn betrachten kann. Da er auch von allen Seiten mit mesoblastischen Wandungen umgeben ist, so kann man ihn auch nicht als einen Ueberrest der ursprünglichen Furchungshöhle betrachten. Die Seitenwandungen des Hohlraumes (*m*) stellen meiner Ansicht nach die embryonalen Mesenterien vor, welche später durch definitive Mesenterien, als das Bauchgefäß bereits funktioniert, ersetzt werden. Das Bauchgefäß legt sich somit viel später an.“

Hierzu habe ich selbst folgendes zu bemerken. Die Behauptung, daß der in Frage stehende Hohlraum kein Blastocöl sein könne, weil er von allen Seiten von Mesoderm umgeben sei, ist doch wohl unrichtig. Was ist denn ein Hohlraum, der zwischen den medioventralen Wänden der Mesodermblasen (den beiden Lamellen des ventralen Mesenteriums) beim Zusammenrücken derselben unter dem Darme ausgespart bleibt, anders, als ein Rest des Blastocöls? Auf dem Stadium der angezogenen Figuren 12 und 8 sind meiner Meinung nach die beidseitigen Mesodermblasen schon über und unter dem betreffenden Hohlraum zusammengestoßen, den ich mit WILSON für das Lumen des Bauchgefäßes halte. Ich vermute, daß die späteren Stadien, z. B. Fig. 11, Taf. XXII, an diese frühen Stadien anschließen, und daß die medioventrale Verdickung der epithelialen Splanchnopleura, die VEJDOVSKY als erste und solide Anlage des Bauchgefäßes beschreibt und in Fig. 15, Taf. XXI, abbildet, mit dem Bauchgefäß nichts zu tun hat.

VEJDOVSKY nimmt dann auch Stellung gegenüber der SALENSKYschen Angabe der Entstehung des Rückengefäßes aus einem Darmsinus. Er sagt:

„Die Entwickelungsgeschichte zeigt nun, daß das Bauchgefäß ursprünglicher ist als der Darmblutsinus, und ferner, daß das Bauchgefäß nicht die ursprüngliche Furchungshöhle vorstellt (gegen Bütschli, Salensky, Wilson). Die weitere Tatsache, daß das Bauchgefäß zuerst als medial verdicktes Splanchnopleuraepithel erscheint, spricht gegen die Auffassung der Gebrüder Hertwig, nach denen das Blutgefäßsystem nur aus dem »Mesenchym« herstammen soll."

Die Elemente, aus denen sich das Bauchgefäß

„aufbaut, haben denselben Ursprung wie die Muskulatur des Darmes, ferner das Chloragogenepithel und schließlich die definitiven Mesenterien".

Hiermit bin ich natürlich sehr einverstanden, so sehr ich mich bezüglich der geschilderten Art der ersten Anlage des Bauchgefäßes skeptisch verhalten muß.

Nach Vejdovsky hat auch J. Nusbaum in einer mir nicht zugänglichen Arbeit die solide Anlage nicht nur des Bauchgefäßes, sondern auch des Rückengefäßes von Clepsine angegeben.

Vejdovsky bespricht schließlich noch die Bildung der Mesenterien. Es gibt nach ihm zweierlei Mesenterien: embryonale und definitive. Die ersteren entsprechen, wie ich gleich bemerke, sicher dem, was man gewöhnlich morphologisch unter ventralen Mesenterien versteht: sie entstehen durch Annäherung der beiden Mesodermsäckchen unter dem Darm.

„Die beiden inneren Lamellen bilden zuweilen leistenförmige Wandungen zwischen den rascher wachsenden Somato- und Splanchnopleura, infolgedessen ein medianer Hohlraum zu stande kommt, welcher, wie oben gesagt, von Wilson bei Allolobophora foetida als die erste Anlage des Bauchgefäßes aufgefaßt wird."

Später sollen sich die beiden Lamellen zwischen den Cölomsäckchen berühren, nachher aber vollständig verschwinden. Es treten dann neue, die definitiven Mesenterien auf. Das inzwischen hohl gewordene Bauchgefäß wird nämlich nach Vejdovsky von den umliegenden Splanchnopleurazellen beiderseits umwachsen und kommt jetzt in die Leibeshöhle zwischen dem Darmkanal und dem Bauchstrang zu liegen. Die erwähnten Zellen verlängern sich in vertikaler Richtung,

„um sich mit einer anderen Lamelle zu verbinden, welche sich von der mesoblastischen Umhüllung des Bauchstranges gegen das Bauchgefäß erhebt".

Ich habe schon oben einige Zweifel über diesen Punkt geäußert, und ich muß auch jetzt wieder gestehen, daß ich nicht

völlig davon überzeugt bin, daß das primäre Mesenterium verschwindet und durch die sekundären ersetzt wird.

Harriet Randolph hat bei ihren Untersuchungen über die Regeneration des Schwanzes von Lumbriculus (1892) auch die Neubildung der Gefäße erforscht. Nach Randolph hat das neue Mesoblast einen doppelten Ursprung. Die Hauptmasse geht aus den Neoblasten hervor, großen Peritonealzellen, die zwischen Bauchmark und ventralen Borsten fast in allen Segmenten liegen. Die dorsale Längsmuskulatur, die gesamte Ringmuskulatur und die Wandung des dorsalen Gefäßes hingegen sollen aus kleinen, von den Neoblasten durchaus unabhängigen, sehr frühzeitig auftretenden Mesodermzellelementen gebildet werden, die ventral, lateral und dorsal, besonders zahlreich aber ventral vorkommen. Solche kleine Zellen bilden dorsalwärts

„a loose tissue surrounding two spaces that are the foundation of the dorsal vessel. These lie at first far apart, but gradually move together to the median line and fuse".

Die Abbildung, auf welche verwiesen wird, zeigt uns diese beiden Räume als Lücken zwischen Darmepithel und angrenzendem Mesoderm. Solche Lücken trifft man ventral und seitlich auch auf anderen Abbildungen von Querschnitten und es liegt die Vermutung nahe, daß sie einem embryonalen Darmblutsinus entsprechen.

Was die Neubildung des Bauchgefäßes anbetrifft, so hat Randolph folgendes ermittelt. Das aus den Neoblasten hervorgehende Mesoderm ist auf einem gewissen Stadium auf dem Querschnitt in drei Portionen angeordnet, zwei seitliche und eine ventrale. Jede enthält einen Hohlraum. Der medioventrale Hohlraum (selbst wieder aus der Verschmelzung von zwei seitlichen hervorgegangen) wird zu dem Teil des Cöloms, der zwischen Bauchmark und Bauchgefäß liegt.

„In the meantime the cavity in the centre of the median mesodermal element has grown larger, and the cells have arranged themselves around it as a wall. The dorsal part of this wall now bends down ventrally, forming a groove."

Der Boden dieser Furche wird vom splanchnischen Mesoblast (d. h. der dorsalen Wand des medioventralen Cöloms), die Decke vom Darmepithel gebildet, wie ich zu der Darstellung noch, mich auf die Figuren beziehend, erläuternd hinzufügen will.

„The sides of the groove close in above, and it becomes a tube, which hangs suspended in the cavity of the former median element. This tube is the ventral blood-vessel. The part of the wall, that does not take part in the formation of the ventral blood-vessel forms the ventral mesentery by which the blood-vessel is suspended."

Von sehr großer Bedeutung sind für uns die Untersuchungen, die Bürger (1891, 1894) über die Entwickelung der Hirudineen angestellt hat. Bürger hat bekanntlich zum ersten Male den scharfen embryologischen Nachweis geführt, daß die Hauptmasse des Mesoderms der Hirudineen sich wie bei den übrigen Anneliden aus paarigen und metameren Mesodermblasen entwickelt, und daß das Sinussystem sowie die Gonadenhöhlen Teile eines echten Cöloms sind. Für uns aber ist besonders interessant der Nachweis einer mächtigen exotropischen Entwickelung der Cölomwände, d. h. des Cölothels, wie sie sonst in keiner anderen Abteilung der Anneliden vorkommt. Die erste Untersuchung (1891) betrifft Nephelis. Die Somatopleura und die Splanchnopleura sind anfänglich ganz dünne, zarte, einschichtige Epithelhäute, von denen die erstere sich dicht dem Ektoderm, die letztere dem Entoderm anschmiegt[1]). Diese beiden Lamellen wachsen rechts und links zwischen Ektoderm und Entoderm in die Höhe.

Da gegen den Rücken zu das Ektoderm dem Entoderm dicht genähert ist, so kleben die beiden mesodermalen Blätter hier aneinander und am Ekto- und Entoderm. Eine Leibeshöhle fehlt also hier. Ein weiteres Gewebe zwischen den Mesodermblättern und den beiden primären Keimblättern existiert nicht. Die Leibeshöhle wird nachher auch ventral (Bauchsinus) und seitlich (Seitenhöhlen) stark reduziert.

„Der Grund dieser Verkümmerung der Leibeshöhle beruht in der rapiden Vermehrung mesodermaler Gewebselemente." „Wir begegnen bei den Hirudineen gerade einem umgekehrten Entwickelungsgange wie bei den Anneliden, wo alles darauf hinzielt, eine einzige Leibeshöhle zu

---

1) Immerhin sehe ich auf den in Fig. 5 und 6 dargestellten Querschnitten durch den jungen Keimstreifen von Nephelis einen deutlichen Spaltraum zwischen Entoderm und Splanchnopleura. Wenn es sich nicht um ein Kunstprodukt handelt, so liegt hier offenbar in Form eines embryonalen Darmblutsinus der letzte Rest eines Blutgefäßsystems vor.

schaffen: die Auflösung der Mesenterien, die Durchlöcherung der Septen. Auch bei Nephelis sind im frühen Larvenstadium die Wände zwischen den Seitenhöhlen, die Septen, zarte Membranen, die nun aber nicht etwa schwinden oder wenigstens dünne Häute bleiben, sondern im Gegenteil fortgesetzt an Zellenmaterial zunehmen und so zu solch mächtigen Wänden heranwuchern, daß ihre Dicke in gar keinem Verhältnis steht zu der Größe der Höhlen, welche sie abkammern. Das Gewebe, welches die Fortentwickelung der Leibeshöhle hemmt, sich zwischen somatischem Blatt und Epithel und später auch zwischen den Leibeshohlräumen und dem Darm ausbreitet und die zuerst dünnwandigen Septen in mächtige Gewebspartien umbildet, ist ein Gallertgewebe, in das zahlreich große, kugelige Zellen eingestreut sind; wir bezeichnen es am besten . . . als ein Mesenchym. Eine Modifikation desselben ist das »botryoidal tissue«."

Eduard Meyer bezeichnet dieses Mesenchym im Gegensatz zum primären, das aus den beiden primären Keimblättern hervorgeht, als sekundäres Mesenchym. Die Hauptsache für uns ist, daß es sich um exotropische Wucherungen der Cölothelwand handelt, die als solche mit dem intravasalen Chloragogen des Herzkörpers, den Klappen etc. verglichen werden können. Bürger konstatiert übrigens auch das Auftreten endotropischer Wucherungen des Cölothels. An der Grenze zwischen Seitenhöhlen und Bauchhöhlen entstehen große kugelige Zellen, die ganz mit den exotropisch gebildeten übereinstimmen, die aber in das Cölom hineinwuchern und schließlich die innere Auskleidung der Seitenhöhlen liefern, deren Aehnlichkeit mit dem Botryoidalgewebe schon Bourne dermaßen frappiert hatte, daß er annahm, die Seitenhöhlen seien im Botryoidalgewebe entstanden. Bürger gibt interessante Details über die Differenzierung dieses letzteren Gewebes, aus denen ich nur folgendes hervorhebe. Auf einem gewissen Stadium besteht die Anlage des Botryoidalgewebes aus segmental angeordneten Zellenballen zwischen Seitenhöhlen und Lateralgefäß. Diese Ballen von Mesenchymzellen (die also exotropisch aus der Cölomwand hervorgegangen sind)

„werden von vielfach verschlungenen, wie es scheint, aufgeknäuelten Zellenreihen gebildet, ein unentwirrbares Durcheinander. Wären die Zellen desselben nicht so sehr charakteristisch, so könnte man die Zellenverbände, welche sie bilden, leicht mit den gewundenen Zellenreihen der Exkretionskanäle verwechseln. In der Folge lockern sich diese Zellenverbände: die Zellen rücken auseinander, viele sondern sich weit ab. Sie dringen aufwärts jederseits um den Darm herum. Reichliche Massen derselben liegen

auch, wie erwähnt, in den Septen. Die Fortentwickelung ist folgende: die Zellen, welche entweder den ursprünglichen Verband, die Anordnung in Reihen, bewahrt haben, bekommen Durchbohrungen, die bald hier, bald dort auf Kosten des Zellleibes in deren Verbande auftreten, es erscheinen viele Lücken, die endlich alle miteinander verschmelzen, ein Lumen bildend, das sich mehr und mehr ausweitet, zuerst unregelmäßig, bald eng, bald weit ist, aber bedeutend geräumiger als der scharf begrenzte, gleichmäßig enge, geringfügige Kanal im Schleifenteil der Nephridien, der doch in analoger Weise entstanden sein soll."

BÜRGER hat auch die Entstehung des Blutgefäßsystems von Nephelis verfolgt. Rücken- und Bauchgefäß fehlen bei Nephelis. Das Gefäßsystem soll im wesentlichen durch zwei seitliche kontraktile Gefäßstämme repräsentiert sein. Diese treten nun nach BÜRGER

„zuerst, relativ spät, in der Schlundregion auf, gehen dort entweder aus Resten der primitiven Furchungshöhle hervor, welche sich nach vorn und hinten, die Gewebe auseinanderdrängend, aktiv fortpflanzen, oder sie entstehen in ihrer ganzen Länge durch Spaltung, welche in der Schlundregion beginnt. Mit dem Cölom oder dessen Blättern hat ihre Entwickelung nichts zu tun."

Aus der detaillierten Darstellung ist noch zu entnehmen, daß das Gewebe, welches das Lumen der Gefäße von Anfang an umgibt, sekundäres Mesenchym ist.

Diese beiden Seitengefäße und ihr Bildungsmodus nach BÜRGER passen nun ganz und gar nicht in unsere Theorie hinein. Vom Standpunkte dieser Theorie aus ist es in der Tat schwer verständlich, daß die ältesten Teile des Blutgefäßsystems, Darmsinus resp. Darmblutlakunennetz, Rückengefäß und Bauchgefäß vollständig verschwunden sein sollen, während sich zwei laterale und zwar kontraktile Gefäßstämme entwickelt oder erhalten haben. Dabei liegt eine weitere große Schwierigkeit für meine Theorie darin, daß die lateralen Blutgefäße, wenigstens beim erwachsenen Tiere, mit den Ampullen und dem Bauchsinus, also Abteilungen des Cöloms, in offener Kommunikation stehen. Die Theorie verträgt sich nicht mit solchen Kommunikationen zwischen eigenwandigen Gefäßen und eigenwandigen Körperhöhlen, also Cölomabschnitten. Es gereichte mir deshalb zu lebhafter Genugtuung, in der kürzlich durch die Güte des Verfassers in meine Hände gelangten vorläufigen Mitteilung von ASAJIRO OKA über das Blutgefäßsystem der Hirudineen (1902) den Nachweis erbracht zu sehen, daß die Seitengefäße überhaupt gar keine Blutgefäße, sondern wie der Bauchsinus

und die Ampullen Abschnitte des echten Cöloms sind. Die Gnathobdelliden besitzen überhaupt gar kein Blutgefäßsystem.

Bei den engen Beziehungen zwischen Bauchgefäß und ventralem Mesenterium ist es bedeutungsvoll, von Bürger (p. 707) zu vernehmen, daß die seitlichen Ursegmenthöhlen von Nephelis unter dem Darm sehr frühzeitig vollständig zur Bildung der Mittelhöhle (des Mediansinus) verschmelzen.

„Wenn dort je ein Mesenterium existiert hat, so war es von äußerst kurzer Dauer, vom Untersucher jedenfalls nicht festzustellen."

Gewiß, das ist leicht verständlich, da ja nicht einmal der Teil des ventralen Mesenteriums zur bleibenden Ausbildung gelangt, der sich sonst ganz allgemein erhält, nämlich derjenige, welcher die Wandung des Bauchgefäßes bildet.

In seiner Untersuchung über die Entwickelung von Hirudo medicinalis und Aulastomum gulo (1894) gelangt Bürger zu ähnlichen Resultaten wie bei Nephelis. Auch hier ist zwischen dem Darm und dem Bauchmark eine Trennungsmembran, ein Mesenterium, zu keiner Zeit bemerkbar. Auch hier vollziehen sich exotropische Wucherungserscheinungen des embryonalen Cölothels in großem Maßstabe, die zu jener sehr starken Einengung des Cöloms führen, welche von den beiden Formen ja schon lange bekannt ist.

„Das splanchnische Blatt sowohl der Seitenhöhlen als auch der Bauchhöhle liegt anfangs dem Dotter (Entoderm) dicht an und läßt stets zwei Schichten erkennen, von denen die innere (dem Entoderm zunächst liegende) das Produkt der äußeren ist."

Die Rückbildung des Cöloms ergreift nur die Seitenhöhlen, ist aber auch hier nicht eine ganz vollständige. Sie

„erfolgt durch verschiedene Vorgänge, die nebeneinander herlaufen. Erstens werden die Seitenhöhlen vor allem dadurch zusammengedrängt, daß sich zwischen ihnen und dem Entoderm eine starke Schicht von Körpergewebe entwickelt, die zweifelsohne von dem inneren, mehrfach erwähnten Zellblatte der Splanchnopleura abstammt. Zweitens werden sie durch Zellen, die in ihrem Aussehen mit denen des Botryoidalgewebes übereinstimmen und sich massenhaft außen an die Wand der Seitenhöhlen lagern, verstopft, indem diese Zellen sich in die Seitenhöhlen vordrängen und so ihre Wandungen zusammenpressen. Ferner findet, wenn auch in geringem Grade, eine Entwickelung von Zellen, die desgleichen sich wie die botryoidalen verhalten, in den Seitenhöhlen statt und trägt zu ihrer Verstopfung bei."

Die beiden seitlichen Gefäßstämme von Aulastoma und Hirudo (die wohl in Wirklichkeit Cölomröhren sind)

entstehen nach BÜRGER wie bei Nephelis vollständig selbständig vom Cölom (d. h. Bauchhöhle und Seitenhöhle) als Spalten, die lateral in dem mesodermalen Zellmaterial „erst nach den Anlagen des Cöloms“ auftreten. Anhaltspunkte dafür, daß sie aus Resten der Furchungshöhle hervorgehen, hat BÜRGER nicht gefunden.

Es ist selbstverständlich, daß wir diese Verhältnisse jetzt etwas anders auffassen müssen, etwa so: von den verschiedenen Teilen des Cöloms, die als Spalten im Mesoderm auftreten, entstehen zuerst die gemeinsamen Anlagen von Bauchhöhle und Seitenhöhlen und erst später die Anlagen der Seitengefäße.

BÜRGER schildert eingehend die exotropische Bildung der verschiedenen Bestandteile des Botryoidalgewebes aus der Cölomwand, die an verschiedenen Orten vor sich geht. Das Botryoidalgewebe liefert schließlich folgende Bestandteile des Mesoderms: 1) Hüllen um die Seitenhöhlen und die Seitengefäße herum; 2) das Botryoidalgefäßsystem und auch die Unterhautdrüsenzellen. In Bezug auf diesen letzteren Punkt dürfte doch wohl noch ein leiser Zweifel erlaubt sein.

Nach Miss BUCHANAN (1895) lassen das Herz und später die großen dorsalen und ventralen Gefäßstämme von Magelona ihre Anlage durch die Ansammlung einer klaren Flüssigkeit zwischen Splanchnopleura und Hypoblast erkennen, welche die Splanchnopleura vorn ausbuchtet, die ihrerseits die Wandung des Herzens und der Gefäße liefert.

In der Mitteilung von N. N. MAKAROW über die Bildung neuer Segmente bei den Oligochäten (Tubifex Bonneti), die in deutscher Sprache 1895 im Zool. Anzeiger erschienen ist, wird im Anschluß an die schwer verständliche Darstellung des Mesoderms am Schwanzende auch das Auftreten des Blutgefäßsystems besprochen. Frühzeitig findet sich ventral und lateral ein breiter Sinus, welcher das Mesoderm vom Entoderm trennt. Gleichzeitig mit der Bildung der Körperhöhle (im Mesoderm) entsteht in einer Zellenmasse, welche sich vom oberen Teil des primären Darmes abgeschnürt hat,

„ein Raum, der mit dem obenerwähnten Sinus, welcher den Darm von unten und von den Seiten umgibt, zusammenfließt, so daß das Entoderm von allen Seiten von Sinus umgeben erscheint. Infolge Erscheinens von Septen differenziert sich der Sinus auf der Oberseite in das

Rückengefäß, an den Seiten und unten verwandelt es sich in die Kapillaren des Darmkanals. Was aber das Bauchgefäß anlangt, so trennt sich dieses vom unteren Teil des Sinus ab noch lange vor Auftreten der ersten Spuren der Körperhöhle. Die innere Auskleidung des Blutgefäßsystems stammt offenbar von den Zellen des primären Mesoderms her (das aus dem Entoderm entstand); während die sogenannten Chloragogenzellen aus der Peritonealschicht, d. h. aus dem sekundären Mesoderm (welches aus dem Ektoderm entstand), herrührten und nichts anderes vorstellen als ein verändertes Endothel der Körperhöhle."

Im folgenden will ich versuchen, ein Excerpt aus den Beobachtungen zu entwerfen, die MICHEL 1898 bei Gelegenheit seiner Untersuchungen über die Regeneration der Anneliden am Blutgefäßsystem angestellt hat. Nach MICHEL nehmen die Gefäße ihren Ursprung

„par la régularisation des lacunes du mésenchyme, relégué par l'envahissement des sacs coelomiques: — Chez Allolobophora cette origine est manifeste: le mésenchyme avec ses lacunes irrégulières et de tailles diverses est dabord très abondant; puis progressivement par suite de son refoulement et de sa compression, ses lacunes réduites dans un sens se fusionnent et s'allongent dans un autre, et enfin, régularisées et limitées, deviennent des vaisseaux. Seulement il est difficile de dire d'où vient cette limite: à aucun moment il n'existe de revêtement net, mais en certains points on voit le long de cette limite des corps cellulaires en légère saillie, qui proviennent sans doute de cellules mésenchymateuses voisines, aplaties, et allongées en même temps que la lacune à laquelle elles confinaient et qu'elles vont border." „Chez Cirratulus on peut aussi facilement reconnaître les ébauches de vaisseaux latéraux dans les lacunes plus ou moins complètement circonscrites entre les sacs coelomiques successifs."

Also im Innern der Septen! Bei den meisten Polychäten sei aber das Mesenchym sehr reduziert.

„Le mésenchyme lacuneux bien développé est refoulé surtout autour de l'intestin; de même, lorsque le mésenchyme est réduit, il y a au début une lacune périentérique, qui paraît le représenter en grande partie. Cette gaîne plus ou moins lacunaire est ensuite divisée par l'envahissement mésodermique en deux sinus longitudinaux médians, l'un ventral, l'autre dorsal et en une suite d'anneaux métamériques les unissant." „Chez Allolobophora le processus de développement du système vasculaire est assez explicite. Dans le refoulement du mésenchyme lacuneux par les sacs coelomiques, la partie comprise entre l'intestin et ces deux séries de sacs, là où cesse leur contact médian, devient le vaisseau ventral, bordé

par les filaments venant des cloisons qui se recourbent autour du sac ou se réfléchissent longitudinalement, et la partie enclavée entre les sacs coelomiques successifs se localise en un vaisseau transverse compris dans l'épaisseur de la cloison, mais en saillie à la face antérieure."

Die Bildung des Rückengefäßes und der Gefäßschlingen wird folgendermaßen geschildert:

„D'un côté ce vaisseau transverse se relie au vaisseau ventral. Quant à son autre extrémité, elle se perd d'abord dans les lacunes du mésenchyme: au sommet du bourgeon encore en biseau et réduit à la bande germinale avec ses sacs coelomiques encore étroits, les lacunes mésenchymateuses latérales, s'étendant parallèlement aux bords, établissent les ébauches de deux vaisseaux marginaux; puis progressivement pendant que le bourgeon s'accroit en un tube complet, les sacs coelomiques s'étendent, les vaisseaux transverses s'allongent en vaisseaux annulaires, et les vaisseaux marginaux se rapprochent en un vaisseau dorsal double, qui enfin par fusion devient le vaisseau dorsal médian."

„En résumé on peut caractériser l'origine et la forme progressive du système vasculaire en disant qu'il représente les lacunes régularisées du mésenchyme intercoelomique."

1901 untersuchte Rabes bei seinen Transplantationsversuchen an Lumbriciden auch die Neubildung von Gefäßwänden, die bei den im Gefolge der Operationen eintretenden Regenerationen erfolgt. Bezüglich der Histologie der normalen Gefäßwand teilt Rabes mit, daß er sich in allen Hauptpunkten in Uebereinstimmung mit Berghs Ergebnissen befinde.

Rabes findet, daß da, wo 2 feinere Seitenäste des Gefäßsystems miteinander verwachsen, die dicht vom Wundgewebe eingehüllte Gefäßwand aus einer

„einfachen dünnen Membran besteht, der nach außen Zellen mit relativ großen Kernen aufliegen".

Den eigentlichen Ursprung der Gefäßwand der Verwachsungsstelle hat Rabes nicht ermittelt. Was die Verhältnisse am Hauptbauchgefäß anbetrifft, so sind sie komplizierter. Seine Wand besteht aus 3 Schichten.

„Die strukturlose, homogene Membran finden wir als innerste Begrenzung auch hier wieder. Ihr liegen nach innen zu kleine, meist längliche Kerne an, die Kerne von anhängenden Blutkörperchen sind, was am deutlichsten dort hervortritt, wo der Inhalt der Gefäße von den Wandungen etwas zurückgetreten ist. Auf die innere helle Membran folgt nach außen eine stets dunkler gefärbte, ziemlich breite Schicht, die nach Bergh nicht aus Muskelfibrillen, sondern aus bandförmigen Lamellen der Bindegewebsgrundsubstanz zu-

sammengesetzt ist. Nach außen schließt eine Schicht Peritonealzellen mit großen, hellen Kernen die Gefäßbegrenzung ab."

Ich habe schon früher mitgeteilt, daß ich, gestützt auf HESCHELERS Befunde, die erwähnten Fibrillen oder Bänder, im Gegensatz zu BERGH, für Muskelfibrillen halten muß. Wie ich aus der Figurenerklärung sehe, hat auch RABES sie anfänglich für Muskelfibrillen gehalten. Sie sind in Fig. 34a und Fig. 34b mit *gm* bezeichnet; in der Erklärung der Abbildungen heißt es, „*gm* mittlere Gefäßwand (Muskellage)".

RABES konstatierte nun, daß 14 Tage nach der Operation sich die 3 Schichten der Gefäßwand schon wieder unterscheiden lassen. Wie das Zusammenwachsen erfolgt, d. h. wie die neue Vereinigung von zwei Bauchgefäßen sich bildet, hat Verf. nicht ganz genau feststellen können.

„Jedenfalls verdanken die Verbindungsstücke ihren Ursprung denselben Elementen, die das übrige Bindegewebe der Vereinigungsstelle liefern."

Verf. bildet das Regenerat der wiederhergestellten Verbindung vom 12. Tage ab und sagt dazu:

„Der Verbindungsteil ist im Lumen noch bedeutend enger als die normalen Teile. Die Gefäßwände ließen nur zwei Schichten erkennen; eine Bindegewebsschicht um die innere, homogene Membran konnte ich in diesem Falle nicht konstatieren."

Betrachtet man die Abbildung, Fig. 35, so überzeugt man sich in der Tat davon, daß die Wandung des Regenerates ausschließlich aus einem Epithel besteht, das zweifellos Peritonealepithel ist, und daß diesem Epithel innen, gegen das Lumen des Gefäßes zu, unmittelbar eine strukturlose Intima, nach meiner Auffassung die Basalmembran dieses Epithels, anliegt. Wenn nun nachher zwischen Intima und Peritonealepithel eine besondere muskulöse (nach BERGH bindegewebige) Zwischenschicht auftritt, so sehe ich bezüglich ihres Ursprunges keine andere Möglichkeit, als daß sie in irgend einer Weise, wahrscheinlich durch Delamination, exotropisch vom Cölothel aus gebildet wird.

RABES' Beobachtungen über den Herstellungsmodus der Verbindung zwischen den beiden Rückengefäßen sind leider zu unvollständig, um zu Gunsten irgend einer theoretischen Auffassung gedeutet werden zu können. Doch dürfen sie der Vollständigkeit halber nicht übergangen werden. RABES sagt:

„Beim Rückengefäß habe ich mich oft überzeugen können, daß das Narbengewebe zunächst den Blutstrom eindämmt und begrenzt. Aus dem Narbengewebe treten dann einzelne Zellen heraus, ziehen sich lang aus und bilden Begrenzungslinien an dem verbindenden Teil. Auch schienen die Kerne dieser Zellen meist größer zu sein als die übrigen des Narbengewebes.“

Am deutlichsten traten dem Verf. die Verhältnisse auf einem dem 11. Tage angehörenden Stadium vor Augen.

„Die Gefäßwände des Rückengefäßes zeigen dort nur zwei Schichten, da die großen Peritonealzellen an der Operationsstelle wohl abgequetscht und in diesem Falle wohl nicht wieder ersetzt sind.“

Ich frage mich, ob die oben erwähnten Zellen mit den größeren Kernen nicht die neuen Peritonealzellen darstellen?

Ueber die Bildung der Blutgefäße bei Polygordius neapolitanus teilt E. Meyer (1901) folgendes mit:

„Mit der Entwickelung der Mesenterien und Dissepimente steht die Bildung der Blutgefäße im engsten Zusammenhange. Die beiden Längsstämme, nämlich das Rücken- und Bauchgefäß, entstehen durch Auseinanderweichen der beiden Peritonealblätter der Mesenterien oberhalb und unterhalb des Darmkanals. In ganz ähnlicher Weise rücken dann auch die vorderen und hinteren Blätter der Dissepimente rings um den Mitteldarm herum zur Bildung des Lumens der intersegmentalen Ringgefäße auseinander. Der Binnenraum des Gefäßsystems erscheint somit in diesem Falle als eine lokale Wiederherstellung gewisser Abschnitte der primären Leibeshöhle.“

An einer anderen Stelle bemerkt Meyer, daß auch er bei Psygmobranchus und Polymnia (Terebella) gesehen habe, daß der Darmblutsinus in der Ontogenie ganz zuerst erscheine und dadurch entstehe, daß sich infolge von Flüssigkeitsansammlung die Splanchnopleura von dem Darmepithel einfach abhebt. Der von Meyer bei Polygordius beobachtete Bildungsmodus (Auftreten der Längs- und Ringgefäße) zeige bloß den Unterschied, daß sich das Peritoneum nur an denjenigen Stellen von der Darmoberfläche abhebt, die dem zukünftigen Verlauf der bezeichneten Gefäße entsprechen.

Dazu komme übrigens noch

„ein lokales Auseinanderweichen der beiden Epithelblätter der Mesenterien resp. der Dissepimente, so daß die im Entstehen begriffenen Gefäße anfangs die Gestalt von Rinnen haben, die gegen den Mitteldarm offen sind und sich

erst später durch Zusammenrücken ihrer Ränder in vollkommen abgeschlossene Röhren verwandeln."

Bei seinen minutiösen Untersuchungen über die Entwickelung der Polygordius-Arten der Nordsee, die eben (1902) in extenso erschienen sind, bespricht WOLTERECK auch kurz die Entstehung der Blutgefäße. Ihre Ausbildung wird während des Larvenlebens nur begonnen.

„Schon ziemlich früh sieht man einen Spaltraum zwischen den Längsfasern des dorsalen Mesenteriums, später eine entsprechende, aber kleinere Spalte im ventralen Mesenterium auftreten, während die Seitengefäße, von denen jedem Segment eines zukommt, überhaupt erst während der Metamorphose sichtbar werden."

Dieser Bildungsmodus des Gefäßes verträgt sich wohl mit der Theorie, im schrillen Gegensatz aber zu dem, was die Theorie verlangt, steht die Angabe von WOLTERECK, daß die Mesenterien nicht aus der embryonalen Cölomwand, sondern „ganz oder zum Teil" aus dem larvalen Mesenchym hervorzugehen scheinen, wie sich WOLTERECK vorsichtig ausdrückt. Ich kann in der Tat schlechterdings nicht glauben, daß bei den Polygordien der Nordsee die Mesenterien, und gerade nur diese Teile der Cölomwandungen, sich so ganz anders bilden sollen als bei allen anderen bis jetzt daraufhin sorgfältig untersuchten Anneliden.

„Ob das Mesenchym sich auch an der Bildung der Dissepimente, sowie der Sphinkt. intersegment., M. intest. transversal. beteiligt, erscheint höchst unwahrscheinlich"

sagt WOLTERECK. Noch unwahrscheinlicher freilich erscheint es mir, daß die Mesenterien einen anderen Ursprung haben sollen als die Dissepimente und die Splanchnopleura! Gewiß muß man WOLTERECK recht geben, wenn er sagt:

„Natürlich sind für das Studium dieser Verhältnisse unsere Larven mit ihren gefalteten, gedehnten, zusammengedrückten Rumpfteilen sehr ungünstig, wir werden darauf bei Besprechung der Mittelmeerlarven zurückzukommen haben."

Ich sehe dieser neuen Publikation mit Spannung entgegen.

Rückblick.

Ein Rückblick auf die Beobachtungen über die Ontogenie des Hämocöls der Anneliden ergibt, wie mir scheint, daß sie im allgemeinen eine gute Grundlage für die vorgetragene Hämocöltheorie bilden, besonders für diejenigen Teile derselben, welche den Darm-

blutsinus, die Beziehungen der Hauptgefäße zu diesem, zu dem Darmfaserblatt, zu den Mesenterien und den Dissepimenten betreffen.

Hinsichtlich der von einzelnen Autoren beobachteten, soliden Anlage der Hauptgefäße will ich nur auf einen Umstand aufmerksam machen. Schon SALENSKY bemerkte (1883), daß der Darmsinus bei Terebellalarven nur am lebenden Objekt sichtbar ist, indem sich beim konservierten Tier die Splanchnopleura infolge der erfolgten Kontraktion dem Darmepithel dicht anschmiege. Ist das auch an der Stelle der Anlage des Rückengefäßes und des Bauchgefäßes der Fall, so wird man erwarten, dieselbe auf Schnitten als eine der Mittellinie des Darmepithelrohres anliegende Verdickung der Splanchnopleura, da, wo sich diese in das betreffende Mesenterium fortsetzt, anzutreffen. Bei erneuten Untersuchungen wird es sich auch hier empfehlen, die Beobachtungen am lebenden Objekt nicht zu vernachlässigen.

5. Die Entwickelung der Körper- und Darmmuskulatur der Anneliden.

Die Feststellung der Herkunft der Hauptmuskulatur des Annelidenorganismus ist für unsere Hämocöltheorie von der fundamentalsten Bedeutung, leitet doch diese Theorie (Thesen 9, 14, 15, 17, 20, 23, 28, p. 194—198) die Gefäßmuskulatur von der eigenen Muskulatur der Gonocölsäcke ab.

Was die Genese der Längsmuskulatur der Körperwand anbetrifft, so herrscht erfreuliche Uebereinstimmung unter den Autoren. Kein Zweifel, sie geht aus dem parietalen Cölothel (aus der Somatopleura) hervor. Eine Anzahl schöner Untersuchungen haben uns einen genaueren Einblick in ihre Bildungsweise verschafft. Diese läßt sich vielleicht, wie folgt, ziemlich zutreffend schildern.

Das parietale, einschichtige Cölothel wird zu einem Muskelepithel, indem die Cölothelzellen an ihrer nach außen gerichteten Basis longitudinale Fibrillen kontraktiler Substanz absondern.

Es scheint, daß die Cölomwand bei gewissen histologisch sehr einfachen Formen sich als Muskelepithel zeitlebens erhält, wobei die „Muskelkörperchen“ der Muskelzellen die Rolle von Peritonealendothelzellen spielen.

Bei der großen Mehrzahl der Formen aber differenziert sich das muskulöse parietale Cölothel durch Delamination in zwei Schichten, 1) in eine basale (die Außenschicht der Cölomsackwand

darstellende) Muskelzellenschicht, welche die gesamte Längsmuskulatur der Körperwand liefert, und 2) in eine innere, dem Lumen des Cölomsackes zugekehrte Schicht von nicht muskulösen Epithelzellen, die das sogen. Peritonealendothel darstellt. Die näheren Einzelheiten über den Vorgang der Delamination müssen aber noch genauer ermittelt werden.

Eine nicht wesentlich verschiedene Modifikation dieser Bildungsweise ist die folgende. Das anfänglich einschichtige parietale Cölothel wird mehrschichtig. Die äußere (basale) Zellenschicht oder die Schichten liefern die Längsmuskulatur, während aus der der Leibeshöhle zugekehrten inneren Zelllage das Peritonealepithel hervorgeht. Diese letztere Bildungsweise scheint besonders bei manchen Oligochäten (z. B. den Lumbriciden) vorzukommen. Eine meisterhafte Darstellung der Entwickelung der histologisch so interessanten Längsmuskulatur der Oligochäten, speziell auch der Lumbriciden, verdanken wir VEJDOVSKY (1888—1892).

So groß die Uebereinstimmung unter den Embryologen bezüglich der Entstehung der Längsmuskulatur (aus dem parietalen Cölothel) ist, so sehr gehen die Angaben über die Entstehung der Ringmuskulatur, die zwischen Längsmuskulatur und Körperepithel liegt, auseinander. Bei den Hirudineen und Oligochäten dürfte als sicher gelten, daß die Ringmuscularis jederseits aus einer einfachen oder mehrfachen Reihe von Myoblasten hervorgeht, die von einem oder mehreren am Hinterende des Embryos gelegenen Teloblasten aus gebildet werden. Die Auffassung dieser Teloblasten aber ist bei verschiedenen Forschern eine verschiedene. Eine ausführliche Diskussion dieser Frage findet sich in der neuesten Arbeit von ED. MEYER (1901), der geneigt ist, in ihnen eine zusammengedrängte und auf früheste Entwickelungsstadien zurückverlegte Anlage aller derjenigen zerstreuten Ektodermelemente zu erblicken, aus denen nach seinen Beobachtungen bei den Chätopoden durch Loslösung und Auswanderung in das Blastocöl die mesenchymatösen Anlagen der Ringmuskulatur hervorgehen. Andere Forscher dürften eher geneigt sein, in den Teloblasten der Ringmuskulatur nächste Verwandte der Teloblasten der Mesodermstreifen zu erblicken. Diese hoffen, daß es einst gelingen möchte, die Ausbildung gesonderter Teloblasten der Mesodermstreifen und der Ringmuskulatur als einen sehr frühzeitigen Delaminationsprozeß nachzuweisen. Doch muß zugestanden werden, daß zur Zeit eine solche Auffassung auf große Schwierigkeiten stößt.

Während bei den Oligochäten und Hirudineen die Differenzen in der Hauptsache die morphologische Deutung betreffen — es gibt freilich noch manche Widersprüche in den Beobachtungen selbst — so handelt es sich bei den Polychäten um verschiedene Untersuchungsresultate. Die meisten Beobachter, und so jüngst noch EISIG (1898) in seiner „Entwickelungsgeschichte der Capitelliden", leiten auch die Ringmuskelschicht vom parietalen Blatte der Mesodermblasen ab, während EDUARD MEYER behauptet, daß überhaupt nur die definitive Längsmuskulatur aus dem sekundären Mesoderm, d. h. aus der Wandung der embryonalen Cölomsäcke hervorgehe. Die ganze übrige Muskulatur stamme vom primären Mesenchym ab und speziell die Ringmuskulatur gehe aus zahlreichen Mesenchymzellen hervor, die sich vorwiegend von ektodermalen Neuromuskelanlagen, aber auch sonst aus dem Ektoderm der Larve, loslösen. Die ektodermale Herkunft der Ringmuskulatur wird auch von anderen neueren Forschern, wie HEPKE, MICHEL und RABES vertreten, welche Wundheilungsprozesse und Regenerationserscheinungen bei Anneliden, vorwiegend Oligochäten, studierten.

Ich kann trotzdem einige Bedenken hinsichtlich des mesenchymatösen Ursprungs der Ringmuskulatur aus einwandernden Ektodermelementen nicht unterdrücken. Diese Bedenken entspringen aus der Würdigung gewisser histologischer Verhältnisse der Körpermuskulatur. Es wird wiederholt und von den sorgfältigsten Beobachtern hervorgehoben, daß die Ringmuskulatur und die Längsmuskulatur denselben histologischen Charakter haben, was besonders bei Hirudineen und Oligochäten ersichtlich ist. VEJDOVSKY fand sogar (1888—1892),

> „daß die Ringmuskelfasern von Allolobophora foetida, wenigstens in der vorderen Körperpartie, dieselbe gefiederte Anordnung wiederholen, wie sie für die Längsmuskeln der meisten Lumbriciden so charakteristisch ist, während die Faserbündel der Längsmuskulatur bei der genannten Art ebenso unregelmäßig angeordnet sind, wie die Ringmuskelbündel anderer Regenwürmer".

Noch schwerer sind die Bedenken, die sich erheben, wenn man sich daran erinnert, daß die Ringmuskelfasern bei limicolen Formen und Enchyträiden einen durchaus nematoiden Charakter haben, wie er sonst nur der Epithelmuskulatur zukommt. Der Plasmakörper dieser Muskelzellen aber, der den Kern enthält, liegt nicht an der ektodermalen Seite der Ringmuskelfaser, sondern

an der dem Cölom zugekehrten Seite. Hier springt er, meist sogar durch einen Stiel von der Faser abgesetzt, ganz ähnlich wie die Plasmabäuche der Längsmuskelzellen der Nematoden, nach innen vor. Diese Muskelkörper liegen in zwei Längslinien etwa in der halben Höhe des Körpers, also in den Seitenlinien der Körperwand und stellen in der Tat die Zellen der von SEMPER entdeckten Seitenlinien dar, über deren Bedeutung früher so verschiedene Ansichten geäußert worden sind. Den Nachweis, daß diese Zellen nur die plasmatischen Muskelkörperchen der nematoiden Ringmuskelfasern sind, verdanken wir HESSE (1893, Friedericia), dessen Untersuchungen durch BRODE (1898, Dero vaga) und DE BOCK (1901, Lumbriculus) in der schönsten Weise bestätigt worden sind. Es ist nicht unwichtig, darauf hinzuweisen, daß die Plasmakörper der Ringmuskelfasern innen, gegen die Leibeshöhle zu, direkt vom Peritonealepithel überzogen werden. Bei Dero ragen sie sogar frei in den Hohlraum des Cöloms vor, so daß hier, wenn überhaupt die Ringmuskelfasern genetisch Cölomwandzellen sind, insofern ein primitiver Zustand vorliegen würde, als sich die Delamination des Cölothels in eine äußere Muscularis und ein inneres Peritonealendothel noch nicht vollzogen hat.

Alle diese Bedenken freilich müssen verstummen, wenn der positive Nachweis sicher geleistet wird, daß die Ringmuskulatur aus dem Ektoderm auswandernden Mesenchymzellen ihre Entstehung verdankt. So weit sind wir aber doch wohl noch nicht.

Die Frage nach dem Ursprung der Ringmuskulatur ist übrigens für unsere Hämocöltheorie auf dem jetzigen unvollkommenen Stadium, in dem sie sich befindet, noch keineswegs akut, denn solche periphere Elemente des Gefäßsystems, wie die in der Tiefe der Körperwand verlaufenden Gefäße der Anneliden, können zur Zeit noch nicht in ihren erklärenden Bereich gezogen werden, weil sie anatomisch, histologisch und entwickelungsgeschichtlich noch ganz ungenügend erforscht sind.

Ueber die Entwickelung der Längsmuskulatur des Bauchmarkes der Oligochäten sind wir durch VEJDOVSKYS Untersuchungen an Rhynchelmis (1888—1892) orientiert. Diese Muskulatur, die zweifelsohne einen Bestandteil des ventralen Mesenteriums ausmacht, dessen beide Cölothellamellen das Bauchmark einschließen, bildet sich nach VEJDOVSKY genau in derselben Weise, wie die Längsmuskulatur der Körperwand. Die Bildungszellen der Längsmuskelfasern sind Cölothel-

zellen des medialen Blattes der Mesodermblasen, die dem Bauchmark anliegen. In diesen Zellen treten die Muskelfibrillen in ihrem basalen, dem Bauchmark zugekehrten Teile auf. Später sollen das Bildungsplasma und der Kern der Muskelzellen degenerieren.

Was die anderweitig etwa noch vorkommende, aber in ihrem histologischen Verhalten und ihrer Anordnung durchaus ungenügend bekannte Muskulatur, z. B. die der Mesenterien und Dissepimente, anbetrifft, so zeigen bezüglich ihrer Genese die spärlichen Angaben der Forscher wieder dieselben Widersprüche wie diejenigen, die sich auf die Ringmuskulatur beziehen. Gewöhnlich wird sie auf die Wände der Mesodermblasen zurückgeführt, die, indem sie sich ausdehnen, zur Bildung der Mesenterien und Dissepimente zusammenstoßen. Ed. Meyer aber hält auch die Mesenterial- und Dissepimentmuskulatur für hervorgegangen aus dem primären Mesenchym. Er sagt: Es wurde

„allgemein angenommen, daß die Septenmuskeln, die bei den ausgebildeten Ringelwürmern zwischen die beiden Peritonealblätter der Dissepimente eingeschlossen sind, auch von den Mesodermstreifen herrühren. Dagegen habe ich mich bei allen im Vorhergehenden angeführten Arten“

(— es handelt sich vor allem um die Polychäten Psygmobranchus, Polygordius und Lopadorhynchus —)

„davon überzeugen können, daß die Muskelelemente der Septen der Kategorie der primären Muskeln angehören und schon vor dem Erscheinen der Cölomhöhlen da sind, sowie ferner, daß zwischen ihrem Auftreten und dem Zerfall der Mesodermstreifen in metamere Somite ein gewisser Zusammenhang bestehen muß.“

Daß Woltereck die Mesenterien aus dem larvalen Mesenchym hervorgehen läßt, während ihm ein solcher Ursprung der Dissepimente durchaus unwahrscheinlich erscheint, ist schon früher mitgeteilt worden.

Für unsere Hämocöltheorie von der größten Bedeutung ist die Genese der Darmmuskulatur, denn nach dieser Theorie ist die Darmmuscularis weiter nichts als die dem Darm zugekehrte, also mediale, muskulöse Wand der Cölomsäcke, welche ursprünglich einen Darmblutsinus von außen begrenzte. Indem die medianen Gefäßstämme nur abgeschnürte Rinnen dieses Darmblutsinus sind, ist ihre Muscularis nach der Theorie nur ein abgeschnürter Teil der Darmmuscularis und muß den gleichen Ursprung haben wie sie.

Daß dem in der Tat so ist, haben wir oben durch viele, wohl verbürgte Tatsachen belegt.

Es ist hier der Ort zu bemerken, daß die Theorie selbstverständlich keineswegs verlangt, daß in der Darmwand keine weiteren Elemente als solche entodermalen und cölothelialen Ursprungs vorkommen, vielmehr ist nach ihr zwischen Cölomwand und Darmepithelrohr, also im Darmblutsinus, recht wohl Platz für Elemente des primären Mesenchyms (Parenchym und dorsoventrale Muskelfasern der Platoden), die sich ja auch zwischen den beiden Cölothellamellen der Mesenterien und Septen erhalten haben können.

Bezüglich der ontogenetischen Herkunft der Darmmuscularis (Ring- und Längsfaserschicht) aus der medialen Wandung der Mesodermblasen, der klassischen Darmfaserplatte, würde fast vollständige Uebereinstimmung unter den Autoren herrschen, wenn nicht wiederum Ed. Meyer auch für die Darmmuscularis den Ursprung aus dem primären Mesenchym der Larve behauptete.

Ich will auf eine ausführliche Zusammenstellung der Beobachtungen über die Genese der Darmmuskulatur verzichten und nur das anführen, was derjenige Forscher gesehen hat, der diesem Punkte bei den Oligochäten die größte Aufmerksamkeit geschenkt hat. Vejdovsky (1888—1892) sagt:

„Aus dem Gesagten geht hervor, daß das einschichtige Splanchnopleuraepithel von Rhynchelmis nicht nur die Muscularis des Magendarmes, sondern auch die dem Peritonealepithel der Leibesmuskelschicht entsprechende Ausstattung bilden muß. Tatsächlich war ich nicht im stande, besonders differenzierte Muskelzellen am Magendarm von Rhynchelmis zu finden. Im jungen, 3 mm langen Würmchen besteht die äußere Umkleidung des Magendarms aus großen, kubischen Zellen mit klarem Inhalte und runden Kernen. In weiten Abständen voneinander erscheinen an der Basis einzelner Zellen punktförmige, intensiv rot sich färbende Querschnitte der Längsmuskelfasern, die sich also nach meiner Ansicht aus einem winzigen Plasmateil der Splanchnopleurazellen differenziert haben, während der übrige Teil der Zellen unverändert persistiert und später sich zur Substanz der Chloragogenzellen modifiziert. Auch die Ringmuskeln des Magendarmes bilden sich nur aus einem Teile des basalen Plasmateiles der Splanchnopleurazellen. Dasselbe sieht man auch in späteren Stadien, wo die Chloragogenzellen deutliche charakteristische Gestalt annehmen."

Wir hätten also hier den interessanten Fall, daß die Muscularis des Darmes bei Rhynchelmis noch in postembryonalen Stadien durch das als Muskel-

epithel entwickelte Peritonealepithel der Leibeshöhle repräsentiert wird. VEJDOVSKY fährt fort:

„Bei den Lumbriciden differenzieren sich aber die Splanchnopleurazellen sehr frühzeitig, bereits im einschichtigen Stadium, indem einzelne Zellen im Wachstum zurückbleiben, sich weiter nicht vermehren und schließlich von den Nachbarzellen umwachsen werden, so daß sie sich schließlich zwischen der Darmwandung und den späteren Chloragogenzellen befinden, um sich teils zu Quer-, teils zu Längsmuskelfasern zu differenzieren.“

Das wäre also ein Vorgang der Delamination des splanchnischen Cölothels in ein cölomwärts gerichtetes inneres Chloragogen-Peritonealepithel und eine basale, intestinalwärts gerichtete Muscularis.

Zum Schlusse will ich noch an eine Beobachtung erinnern, die mir unter allen den größten Wert zu haben scheint, die schon früher mitgeteilte, von HATSCHEK an der Rumpfanlage der lebenden Polygordiuslarve angestellte Beobachtung, daß das Darmfaserblatt schon zu einer Zeit, wo es „aus einer einfachen Lage dünner, abgeplatteter Zellen besteht“, kontraktil ist und bei seinen Kontraktionen die zwischen ihm und dem Entoderm befindliche Flüssigkeit der primären Leibeshöhle (Blut des embryonalen Darmblutsinus, mihi) in die Kopfhöhle treibt, wobei es sich vollkommen an das Darmdrüsenblatt (Entoderm) anlegt.

6. Das Fehlen eines Blutgefäßsystems und das Auftreten von gefärbten Blutkörperchen im Cölom bei gewissen Anneliden.

Bei gewissen Polychäten, den Capitelliden, Glyceriden und Polycirriden, fehlt ein gesondertes Blutgefäßsystem. Dieses Fehlen halte ich mit der großen Mehrzahl der Autoren für sekundär. Interessant ist die Tatsache, daß bei diesen Formen neben den gewöhnlichen Cölomkörperchen hämoglobinhaltige, gefärbte auftreten, wie sie sonst nur im Blutgefäßsystem vorkommen. Diese Tatsache ruft natürlich verschiedenen Reflexionen. Wenn die Cölomkörperchen sowohl wie die Blutkörperchen (auch die gefärbten) vom Cölothel abstammen, die einen endotropisch, die anderen exotropisch, so brauchen wir uns nicht über ihre oft so sehr weitgehende Uebereinstimmung zu wundern, auch nicht darüber, daß beim Vorhandensein eines die Kiemen bedienenden Blutgefäßsystems Hämocyten zu respiratorischen

Blutkörperchen werden, während, wenn das Cölom die Atmungsorgane bedient, Cölomocyten diese Rolle übernehmen. Es ist aber auch möglich, daß die gefärbten Blutkörperchen in vorübergehend sich bildenden Anlagen eines Hämocöls exotropisch gebildet werden und sich erst nachträglich durch Resorption gewisser Cölomwände mit den Cölomocyten mischen. Wir wissen aber überhaupt noch nicht, ob die gefärbten Blutkörperchen von den Cölomwänden abstammen, also ob sie dem sekundären Mesenchym im Sinne Meyers angehören oder ob sie primäre Mesenchymelemente sind.

7. Kontraktile Abschnitte des Cöloms.

Wenn die Entwickelungsgeschichte zeigt, daß große Abschnitte der Muskulatur des Annelidenkörpers aus der Cölothelwand ihren Ursprung nehmen, was von Eduard Meyer und mir so gedeutet wird, daß die Vorläufer des Cöloms, die Gonadensäcke, eine muskulöse Wandung besaßen, so ist es interessant, festzustellen, daß bei den Hirudineen gewisse Abschnitte des Cöloms, nämlich die sog. Seitengefäße und Ampullen, außer ihrem Cölothel noch eine eigene ihnen nicht entfremdete Muskulatur besitzen, die denselben histologischen Charakter wie die Körpermuskulatur aufweist. Diese Cölomabschnitte sind wegen ihrer Kontraktilität als Teile des Blutgefäßsystems betrachtet worden. Vergleiche besonders Bürger und Oka.

Es scheint auch, daß bei gewissen niederen Oligochäten die Cölomwand zeitlebens den Charakter eines Muskelepithels beibehält.

Weitere Thesen über den phylogenetischen Ursprung und die morphologische Bedeutung der Hauptteile des Blutgefäßsystems der Tiere. (Vergl. p. 192—200.)

Prosopygia.

40.

Alle Prosopygier, mit Ausnahme der Bryozoa, besitzen ein echtes Hämocöl, dessen allgemeine Morphologie, abgesehen von der fehlenden oder stark reduzierten Metamerie, mit der des Hämocöls der Anneliden übereinstimmt.

41.

Bei den Sipunculacea ist das Hämocöl nur durch den Darmblutsinus repräsentiert. Die sog. Gefäße der Schlundgegend der Sipunculaceen (Rückengefäß, Bauchgefäß, Ringgefäß, Tentakelgefäße), die mit einem echten, wimpernden Epithel ausgekleidet sind und eine äußere Muscularis besitzen, gehören nicht zum Hämocöl, sondern sind, ähnlich wie die Seitengefäße der Hirudineen, kontraktile, kanalartige Bildungen des echten Cöloms. Mit dem Hämocöl (Darmblutsinus) stehen sie nicht in offener Kommunikation. Sie sind den cölomatischen Tentakelsinussen der Bryozoa, Phoronidea und Brachiopoda homolog.

42.

Die Verhältnisse der Phoronidea zeigen auf das schönste daß alle Hauptgefäße nur Ausfaltungen der Muskel- und Peritonealwand des Darmes (genauer des Darmblutsinus) sind, die sich vollständig oder unvollständig abschnüren können. Die beiden Hauptgefäße zeigen dieselben Beziehungen zu den Mesenterien und zum Darmblutsinus (Darmgefäßnetz) wie das Rücken- und das Bauchgefäß der Anneliden. Auch das Rückengefäß der Brachiopoden wird als ein zwischen den beiden Blättern des Mesenteriums (Cölomsackwandungen) gelegener Spaltraum betrachtet.

43.

Die Wandungen der größeren Gefäße der Brachiopoden sind durch eine relativ dicke Intima (Stützlamelle) ausgezeichnet. Diese ist nur eine lokale Differenzierung des Stützgewebes von knorpelartiger Konsistenz, das überall, wo die Cölomwandungen aneinander oder an das Darmepithel oder an das Körperepithel anstoßen, stark entwickelt ist und den Grenz- und Basalmembranen anderer Tiere entspricht.

44.

Die Brachiopoden sind für unsere Theorie von ganz besonders hervorragender Bedeutung, weil 1) ihr Cölothel noch beim erwachsenen Tier ein aus Epithelmuskelzellen bestehendes, zugleich bewimpertes Muskelepithel ist, und 2) weil die Muskelfasern der Herzwand Platten oder Fasern kontraktiler Substanz sind, die zu Cölomepithelzellen gehören. In beiden Fällen gehören die Fasern kontraktiler Substanz der, mit Bezug auf die Lichtung des Cöloms, nach außen gerichteten Basis der Cölothel-

zellen an, sind jedoch vielfach in die verdickte Basalmembran (Stützlamelle) selbst verlagert.

45.

Es ist, gestützt auf Beobachtungen verschiedener Autoren, die Vermutung zulässig, daß das in den Hauptgefäßen von Brachiopoda und Phoronidea an der Innenseite der Intima (Stützmembran) beschriebene Endothel ein diskontinuierliches Pseudoendothel und nicht ein ununterbrochenes, echtes Gefäßepithel ist.

Arthropoda. (Taf. III, Fig. 28, 29; Taf. IV, Fig. 30 u. 31.)

46.

Gegenüber den Anneliden zeigt die Entwickelung der wichtigsten Bestandteile des Mesoderms, wie es scheint, bei den meisten Arthropoden den wichtigen Unterschied, daß das Geschlechtszellen-Mesoderm sich sehr frühzeitig vom somatischen Mesoderm sondert und daß seine Anlagen bisweilen schon vor der Anlage der Keimblätter im embryonalen Zellenmaterial unterscheidbar sind. Es ist dieser Bildungsmodus als ein exquisit teloblastischer aufzufassen, immerhin in dem Sinne, daß, entsprechend dem Grundgedanken der Gonocöltheorie, das Geschlechtszellen-Mesoderm gegenüber dem somatischen das primäre, das ursprüngliche ist, aus welchem heraus in der Phylogenese wiederholte Evolutionen von somatischen Geweben (Abortiveier, Nährzellen, Dotterzellen, Wandzellen, Endothelzellen, Epithelien der Geschlechtsleiter, Chloragogenzellen, Botryoidalzellen, Cölomocyten, Hämocyten, Cölommuscularis, Körpermuskulatur, Darmmuskulatur, Gefäßmuskulatur etc.) stattfanden. Von diesem Gesichtspunkt aus ist es unrichtig, z. B. von den Anneliden, zu sagen, daß ihre Geschlechtszellen (das Primäre) aus dem somatischen Peritonealendothel (einem Sekundären) hervorgehen.

47.

Das somatische Mesoderm tritt bei den Arthropoden auf frühen Embryonalstadien im wesentlichen in derselben Form auf wie bei den Anneliden, welche allgemein und mit Recht als die nächsten Verwandten ihrer Stammformen gelten, nämlich in Form von paarig und segmental angeordneten Mesodermblasen, die rechts und links von der ventralen Mittellinie zwischen Entoderm und Ektoderm liegen. Diese Cölomblasen liefern dieselben

oder ähnliche Derivate wie die der Anneliden: die gesamte Körpermuskulatur, die Muskulatur des Darmes, die muskulösen oder nicht muskulösen Wände des Gefäßsystems, die Wände der Perikardialscheidewand und den Suspensorialapparat des Herzens, den Fettkörper (und das verwandte Pericardialgewebe), das ich dem Chloragogen- und Botryoidalgewebe der Anneliden homolog erachte, und wahrscheinlich auch die Blutkörperchen.

48.

Man findet in der ontogenetischen Literatur mehrere Anhaltspunkte für die Annahme, daß sich bei Arthropoden zwischen Splanchnopleura und Entoderm oder dessen Aequivalenten ein vorübergehender embryonaler Darmblutsinus ausbildet, in welchen von der Splanchnopleura cölexotropisch Blutkörperchen einwandern, die sich sodann vornehmlich in demjenigen mediodorsalen Raume ansammeln, der sekundär von den Herzwandungen eingerahmt wird.

49.

Das Herz, resp. die von ihm ausgehenden mediodorsalen Gefäßstämme (Aorta, Arteria abdominalis) und das Bauchgefäß, wo es vorkommt, entstehen aus medialen Darmblutlakunen, die von den beiden Lamellen der Mesenterien eingefaßt werden, welche die ganze Gefäßwand bilden.

50.

Derjenige Teil der beiden Mesenteriallamellen, welcher die muskulöse Herzwand bildet, tritt sehr frühzeitig am oberen Rande der Mesodermblasen, da, wo die Splanchnopleura in die Somatopleura übergeht, als eine longitudinale Reihe oder Leiste von besonders differenzierten Zellen, von Kardioblasten, auf, die an dieser Stelle ausschließlich die einschichtige Cölomwand bilden. Diese Kardioblasten sind halbringförmige Zellen, oder sie setzen halbringförmige Spangen zusammen, die ihre Konvexität dem Cölomraum, ihre Konkavität dem dorsalen Schizocöl zwischen Entoderm und Ektoderm zukehren. (Es handelt sich hier um einen exquisiten Fall teloblastischer Bildungsweise.) Die Reihe oder Leiste von Kardioblasten bildet jederseits einen gegen das dorsale Schizocöl (das mit dem Darmblutsinus kommunizieren kann) offenen Trog, der an den Grenzen der aufein-

ander folgenden Cölomblasen, an der Stelle der späteren Ostien, offen ist. Indem sich die Mesodermblasen dorsalwärts ausdehnen und indem sie den Darm von beiden Seiten her umwachsen, nähern sich die beiden Herztröge in der dorsalen Mittellinie, bis sie schließlich zusammenstoßen und vereint das röhrenförmig geschlossene Herz bilden. (Taf. III, Fig. 28 u. 29.)

51.

Das Zusammenwachsen der beiden Tröge erfolgt nicht gleichzeitig mit ihrem dorsalen und ihrem ventralen Rand, sondern es tritt zunächst die Verlötung der beidseitigen dorsalen Ränder ein. Auf diesem Stadium ist das Herz ein rinnenförmiger mediodorsaler Darmblutsinus, dessen Boden vom Darmepithel, dessen Decke von den als Kardioblasten bezeichneten Bestandteilen der Lamellen des dorsalen Mesenteriums gebildet wird. (In diesem Zustande verharrt bekanntlich das Rückengefäß bei gewissen einfach organisierten Anneliden.) Indem dann auch die ventralen Ränder der beiden Kardioblasten-Tröge zusammenwachsen, schnürt sich das Herz röhrenförmig ab und entzieht sich der ventralen Begrenzung durch das Darmepithel. (Taf. III, Fig. 29.)

52.

Die beiden Kardioblastenreihen oder -leisten entsprechen genau den paarigen Anlagen des Rückengefäßes bei Oligochäten (Lumbriciden) (vergl. Taf. III, Fig. 21—25) und verdanken ihr langes Getrenntbleiben derselben Ursache, nämlich der starken Ausbildung von Nahrungsdotter. Bei gewissen Arthropoden scheinen die Kardioblasten-Tröge nicht gegen das dorsale Schizocöl hin offen zu sein, sondern ihre Oeffnung dem Entoderm zuzukehren, wie die paarigen und kontraktilen Anlagen des Vas dorsale der Lumbriciden. Das würde die wiederholt beobachtete Kontraktilität der paarigen Anlagen des Arthropodenherzens verständlich machen.

53.

Gefäße, welche das Rückengefäß (Herz, Aorta) mit dem Bauchgefäß verbinden (wo ein solches existiert), bilden sich zwischen den beiden Lamellen der die aufeinander folgenden Cölomsäcke vorübergehend trennenden Dissepimente, und man kann sagen, daß sich Reste der Dissepimente in solchen Gefäßschlingen erhalten.

54.

Während die Cölomblasen zwischen Entoderm und Ektoderm in die Höhe wachsen und sich zu differenzieren beginnen, tritt zugleich der für die Arthropoden, und in erster Linie für die Insekten, charakteristische Vorgang der Lockerung der Zellen der Cölomwand auf großen Strecken ein, der zu einem fast vollständigen Zerfall führen kann. Von diesem dialytischen Vorgang werden vor allem auch die vorderen und hinteren Wände der aufeinander folgenden Cölomblasen ergriffen, er berührt hauptsächlich diejenigen Komponenten der Cölomwand, die bei den Anneliden das Endothel liefern. Die dissoziierten Elemente liefern Bindegewebe, Fettkörper und (?) Blutzellen.

55.

Infolge der Dialyse der Cölomwandungen setzt sich der Hohlraum des Cöloms mit extracölomatischen Schizocölräumen, auch mit dem Herzhohlraum und eventuell mit dem Darmblutsinus, in offene Kommunikation. Es entsteht ein gemischter Körperhohlraum, von gemischter Hämolymphe und Cölomlymphe und ihren Elementen erfüllt, ein Mixocöl.

56.

Die Arthropoden stammen von Formen ab, bei denen in Darmvenen das Blut aus dem Darmgefäßnetz (resp. dem Darmsinus) in das Rückengefäß floß. Diese Darmvenen waren Bildungen der an den Darm angrenzenden Ränder der Dissepimente, ihre Lichtung ein Spaltraum zwischen den beiden Lamellen der Dissepimente, die ihre Wand bildeten. Aehnliche Verhältnisse finden sich tatsächlich bei Anneliden.

Indem die, die Dissepimente bildenden, Cölomwandlamellen ebenfalls der vollständigen Dialyse verfielen, wurden diese Darmvenen zum vollständigen Schwunde gebracht. Ihre Einmündungsstellen in das Rückengefäß erhielten sich als die in der Tat intersegmental auftretenden Ostien, intersegmentale Lücken in den beidseitigen Kardioblastenreihen. Die Ostien sind die vornehmsten Kommunikationen zwischen Hämocöl (Herzlumen) und Cölom. (Taf. IV, Fig. 30 und 31.)

57.

Da die Wandungen der echten Gefäße von den Cölomwandungen gebildet werden, so ist zu erwarten, daß bestimmte Beziehungen zwischen dem Grade der Ausbildung des eigenwandigen Gefäßsystems und dem Grade der Dialyse der Cölomblasenwandungen vorhanden sind. Solche Beziehungen scheinen in der Tat zu existieren, indem unter allen Arthropoden die dialytischen Vorgänge bei den Hexapoden am frühesten einzutreten und den größten Umfang zu erreichen scheinen. Es ist dies diejenige Abteilung, bei der das Gefäßsystem am meisten reduziert ist. Bei Crustaceen, Myriapoden und Arachnoiden mit reicher entwickeltem Blutgefäßsystem hingegen bewahren die Mesodermblasen länger ihre Selbständigkeit.

58.

Da die Ostien, abgesehen von ihrer Rolle als Eingangspforten des aus den Atmungsorganen in das Herz zurückströmenden Blutes, auch die Hauptaufgabe haben, die ernährende Blutlymphe des Mixocöls aufzunehmen, die sich im resorbierenden Abschnitt des Darmkanals mit gelösten ernährenden Substanzen bereichert hat, so erscheint die Frage der Untersuchung wert, ob nicht bei der Lokalisation der Ostien auf bestimmte exquisit kontraktile und angeschwollene Abschnitte des Rückengefäßes (des Herzens) die Lage des resorbierenden Abschnittes des Darmes ebenso bestimmend ist wie die Lage der Atmungsorgane am Körper. Bei den Decapoden beispielsweise liegen nicht nur die Kiemen, sondern auch der einzige resorbierende Abschnitt des Darmes, die „Leber“, im Thorax, in welchem auch das lokalisierte Herz liegt. Die die Leber umgebende Höhle ist gewissermaßen auch ein Darmblutsinus, aus dem das Blut durch die Ostien in das Herz strömt.

59.

Mit den Ergebnissen der Ontogenie stimmt auch das überein, was durch nunmehr zahlreiche Untersuchungen über den histologischen Bau des Gefäßsystems ermittelt worden ist. Hierüber erteile ich am besten dem neuesten Forscher auf dem Gebiete, R. S. Bergh (1902), das Wort:

„Das kontraktile Zentralorgan, das Herz oder Rückengefäß, besteht in seiner primitivsten Form, sowohl bei Crustaceen, wie bei Myriapoden und Insekten“ (und ich füge hinzu, auch bei Arachnoideen) „aus zwei symmetrischen Reihen von halbringförmigen oder hufeisenförmigen Zellen, welche in den dorsalen und

ventralen Medianlinien miteinander verlötet sind. Diese Schicht ist der einzige essentielle Bestandteil des Rückengefäßes; dieselbe sondert innen (und jedenfalls oft auch außen) eine dünne und feine Haut, eine Art Sarkolemma ab, welche von den Autoren meistens als „Intima“ bezeichnet wird, aber keine selbständige Schicht ist, und es können sich an der Außenseite der muskulösen Zellen Bindegewebsschichten auflagern und eine Adventitia bilden; sie fehlen aber in sehr vielen Fällen, besonders bei kleinen Tieren.“

„Wenn (bei Crustaceen) kleinere und kleinste Gefäße vorkommen, so zeigt sich dasselbe histologische Verhalten wie bei Anneliden und Mollusken; in den kleineren und kleinsten Gefäßen kommt ein der ‚Intima‘ anliegendes Epithel vor; dasselbe fehlt aber in den zentralen Abschnitten (jedenfalls im Herzen, vielleicht auch in den großen Arterien). Die Arterien enthalten keine Muskelfasern.“ Hierzu eine Ergänzung und eine genauere Interpretation. Das Epithel der nicht kontraktilen Gefäße liegt an der Außenseite der Intima. Dieses Epithel ist in den nicht kontraktilen Gefäßen das genaue Aequivalent der Muskelzellen oder kontraktilen Zellen des Herzens. In dem einen wie in dem anderen Falle handelt es sich um Cölothelzellen, die ihre Basis (mit der Intima, Basalmembran) dem Lumen des Gefäßes zukehren. Das Epithel der nicht kontraktilen Gefäße ist also kein Endothel, denn ein echtes Endothel kehrt der Lichtung des Organes, das es auskleidet, die freie Oberfläche zu.

Mollusca. (Taf. IV, Fig. 32—42; Taf. V, Fig. 43—45.)

Wir lassen in den folgenden Thesen die Cephalopoden und Scaphopoden außer Betracht, da uns die Beobachtungsgrundlagen noch allzu unsicher erscheinen. Was aber bekannt ist, schließt die Hoffnung keineswegs aus, daß die Verhältnisse des Blutgefäßsystems auch dieser Mollusken einst mit denen der übrigen in morphologischen Einklang gesetzt werden können.

60.

Unsere morphologische Auffassung des Zentralteils des Hämocöls der Mollusken ist nach den über das Hämocöl der Anneliden und Arthropoden aufgestellten Thesen ohne weiteres gegeben. Seine ursprüngliche Form ist die eines den Enddarm allseitig umgebenden kontraktilen Blutsinus, dessen Innenwand vom Epithelrohr des Darmes, dessen Außenwand von der Muscularis der Splanchnopleura zweier seitlicher Cölomsäckchen

gebildet wird. Diese stoßen über und unter dem Darm in der Mittellinie zusammen und bilden ein schmales dorsales und ventrales Mesenterium, das aber immer rasch resorbiert wird, so daß das rechte und das linke Cölom über und unter dem Blutsinus miteinander in offene Kommunikation treten.

Der erwähnte Darmblutsinus wird bei den Mollusken als Herz bezeichnet, und von dem Herzen wird dann gesagt, daß es vom Enddarm durchbohrt werde. Das ist bekanntlich bei fast allen Lamellibranchiern und den primitivsten Gastropoden (den Rhipidoglossa) der Fall. Der Cölomabschnitt, der den Blutsinus umgibt, wird Perikard genannt. (Taf. IV, Fig. 32 u. 33.)

61.

Wir bekommen so auf dem Querschnitt drei ineinander geschachtelte Röhren: zu äußerst die parietale Epithelwand des Cöloms (parietales Endothel des Perikards), die keine Muscularis differenziert; in der Mitte die viscerale oder splanchnische Wand des Cöloms, zugleich die äußere Wand des Darmblutsinus (des Herzens), diese ist durch Delamination in eine gegen die Lichtung des Cöloms gerichtete Epithel- (Endothel-)Wand und eine gegen die Lichtung des Blutsinus gerichtete Muscularis differenziert. Innerhalb des Blutsinus (des Herzens) liegt das Epithelrohr des Darmes. (Taf. IV, Fig. 32 u. 33.)

62.

Wenn innerhalb des Blutsinus das Darmepithelrohr noch von einer besonderen ihm anliegenden, mesodermalen Schicht ausgekleidet ist, so ist diese letztere (ontogenetische Beobachtungen scheinen das zu bestätigen) sekundär von benachbarten Geweben aus hinzugekommen.

63.

Die beiden, ursprünglich paarigen, den Darmblutsinus umschließenden Cölomsäcke (das Perikard) entwickeln sich mit den Geschlechtsdrüsen (Gonadensäcken) aus einer und derselben paarigen Anlage. Es handelt sich um eine Sonderung des ursprünglichen Gonocöls in einen fast rein exkretorischen und einen rein geschlechtlichen Abschnitt. Beide setzen sich durch gewöhnlich gesonderte Leitungswege mit der Außenwelt (Mantelhöhle) in Verbindung. Die des ersteren (des Perikards) sind die Nieren, die des letzteren die Geschlechtsleiter. Die Endothelwand des Perikards bildet an bestimmten Stellen drüsige exkretorische Wucherungen,

die Pericardialdrüsen, die ähnlichen Wucherungen bei Annulaten entsprechen. So bilden Perikard, Perikardialdrüsen, Herzwand, Geschlechtsdrüsen, Nieren und Gonodukte einen Komplex von Derivaten einer einheitlichen paarigen Anlage, der grosso modo an den ähnlichen Komplex der Annulaten erinnert. Es fehlt in dem Konzert die Körpermuskulatur, deren genetische Beziehungen zu den Cölomwänden durch die neueren Forschungen sehr zweifelhaft geworden sind. Vielleicht handelt es sich um die primäre Körpermuskulatur der acölomatischen Vorfahren.

64.

Da die Wand des Darmblutsinus (d. h. des Herzens) von der Splanchnopleura der beiden perikardialen Cölomblasen gebildet wird, speziell die dem Sinus zugekehrte Muscularis von der dem splanchnischen Cölothel außen anliegenden Muskelschicht der Perikardblasen, so muß, wenigstens ursprünglich, die Muskelwand des Darmblutsinus an der Austrittsstelle des Darmes aus diesem letzteren, vorn und hinten, d. h. mit dem vorderen und hinteren Ende der sie erzeugenden Perikardwand, aufhören, was auch bei vielen Formen tatsächlich der Fall zu sein scheint. (Taf. V, Fig. 43.)

65.

Dem vom Darme durchbohrten Herzen setzt man das supraintestinale und das infraintestinale Herz gegenüber. Ein supraintestinales Herz findet sich bei den Amphineuren, Scaphopoden, unter den Lamellibranchiern bei Arca, Anomia und Arten der Gattung Nucula, ferner bei den Cephalopoden. Ursprünglich war jedenfalls auch das undurchbohrte Herz der Monotocardia, Opisthobranchia und Pulmonata in supraintestinaler Lage.

Eine infraintestinale Lage hat das Herz bei einigen Muscheln wie Malletia, Ostrea, Meleagrina.

Das supraintestinale Herz kommt dadurch zu stande, daß die beiden perikardialen Cölomblasen nur über dem Darm zusammenstoßen. Bevor sie zusammenstoßen, stülpt sich die mediale Wand jeder Blase in die Lichtung derselben so zurück, daß sie einen medialwärts offenen Trog bildet. Wenn die beiden Blasen in der Medianebene über dem Darm zusammenstoßen, so legt sich der rechte Trog mit seiner Oeffnung auf die des linken Troges, so daß beide zusammen ein Rohr, das Herzrohr, bilden, dessen dem Lumen zugekehrte

Muskelwand von der medialen Cölomwand geliefert wird. (Taf. IV, Fig. 34—36.)

66.

Es bildet sich dabei über und unter dem Herzen, wo die beidseitigen Cölomwände zusammenstoßen, je eine Naht, ein schmales Mesocardium. Die beiden Mesokardien werden frühzeitig resorbiert, nur bei den Chitonen erhält sich das dorsale, vielleicht auch Spuren des ventralen, so daß das Herz durch ein dorsales, schmales Mesokard an der mediodorsalen Wand des perikardialen Cöloms aufgehängt erscheint. (Taf. IV, Fig. 41.)

67.

Das subintestinale Herz kommt in derselben Weise zu stande, nur stoßen dabei die beiden perikardialen Cölomblasen unter dem Enddarm zusammen. (Taf. IV, Fig. 37 u. 38.)

68.

Bei Arca Noae kommen zwei getrennte laterale perikardiale Cölomblasen vor und zwei getrennte laterale Herzen. Die Verhältnisse sind so entstanden zu denken, daß die mediane Vereinigung der beiden Cölomblasen unterbleibt. Dabei schließt sich jede trogförmige Herzeinstülpung der medialen Cölomwand für sich vollständig zu einem Rohr, das also in Wirklichkeit nur einer Herzhälfte entspricht. Das Vorkommen eines einzigen Herzens bei zwei getrennten Perikardien ist undenkbar, denn die Herzwand ist ja nur die eingestülpte mediale Wand der beiden Perikardblasen. (Taf. IV, Fig. 39 u. 40.)

69.

Die Vermutung ist durchaus gerechtfertigt, daß das supraintestinale Herz nur ein abgeschnürter mediodorsaler, das infraintestinale ein abgeschnürter medioventraler Darmblutsinus und die Lateralherzen vielleicht abgeschnürte laterale Darmblutsinusse, lauter Bestandteile des ursprünglich einheitlichen kompletten Darmblutsinus (des vom Enddarm durchbohrten Herzens) sind.

70.

Das paarige Herz von Arca ist unter den Mollusken ein Analogon zu den beiden vollständig oder unvollständig getrennten Rückengefäßen gewisser erwachsener Oligochäten, zu der paarigen Anlage des einfachen

Rückengefäßes bei den Embryonen vieler Oligochäten und zu der paarigen Herzanlage vieler Wirbeltiere.

71.

Am wenigsten ursprünglich ist die Form des Herzens bei den Solenogastres, wo seine Lichtung zwischen den beiden Lamellen des Mesocardiums, die seine Wand bilden, bis an das dorsale Integument hinaufgerückt ist, wo die beiden divergierenden Lamellen in die parietale Wand der Perikard-Cölomblase umbiegen. Das Herz stellt hier eine mediodorsale Einbuchtung der Perikardwand in die Perikardhöhle hinunter dar, die vom Rückenintegument verschlossen wird. Das ventrale Mesocardium ist resorbiert. (Taf. IV, Fig. 42.)

72.

Bis jetzt haben wir die Vorkammern außer acht gelassen, deren morphologische Deutung auf Schwierigkeiten stößt. Sie legen sich ontogenetisch entweder als rinnenförmige transversale Einstülpungen der Perikardwand an, die von außen in den Herztrog hineinleiten, oder als Einstülpungen der parietalen Wand der perikardialen Cölomblasen, die, durch die Lichtung des Perikards hindurch medialwärts vorwachsend, sich schließlich in das Herz, eine laterale Ausstülpung der medialen Cölomwand, öffnen. Dieser Bildungsmodus kann nicht ursprünglich sein, denn ein mit der Herzkammer nicht in Verbindung stehender Vorhof ist funktionell undenkbar. Es ist die Vermutung erlaubt, daß der Vorhof jederseits ein Rest eines vertikalen oder horizontalen hohlen Dissepimentes ist, also einer Gefäßschlinge von Articulaten entspricht. In diesem Falle müßte die Perikard-Cölomblase ursprünglich in zwei Paaren vorhanden gewesen sein, wofür gewisse ontogenetische Befunde zu sprechen scheinen.

73.

Ein Vorhof außerhalb des Perikards, getrennt von ihm, ist undenkbar. Der Vorhöfe (schwach entwickelte) Muskulatur muß nach der Theorie an der Innenseite ihrer Wand, ihrer Lichtung zugekehrt, liegen, was den Tatsachen entspricht.

74.

Das Herz (inklusive Vorhöfe) ist ursprünglich der einzige eigenwandig-muskulöse Bestandteil des Blutgefäßsystems der Mollusken. Alle übrigen Teile

sind ursprünglich lakunäre Kanäle des zwischen den Organen, in der Muskulatur und im Bindegewebe des Körpers auftretenden Schizocöls. Um sie herum kann das umgebende Bindegewebe eine Art eigene Wand bilden. Die Aorta scheint bei Amphineuren ähnliche Beziehungen zu der Wand der in der Medianebene zusammenstoßenden Gonadensäcke zu zeigen, wie das Herz zu der Wand der in der Medianebene zusammenstoßenden Perikardialblasen; doch bildet die Gonadenwand keine Gefäßmuskulatur.

75.

Wenn in den größeren Arterienstämmen eine innere Muskulatur und in den kleinen Arterien ein deutliches Epithel vorkommt, so ist das von unserem Standpunkte aus schwer zu erklären. Es ließe sich folgendes denken: Die die Herzwand bildende mediane Wand der embryonalen Perikardialbläschen wird zweischichtig. Die eine der beiden Schichten, nämlich die mit Bezug auf die Perikardwand außen, für die Herzwand innen liegende, wuchert aus dem Herzen in die arteriellen Schizocölkanäle hinaus, dieselben innen auskleidend. Sie kehrt also als ursprünglich äußere Schicht der perikardialen Cölomwand dem Lumen der Gefäße ihre Basalmembran (Intima) zu, wenn eine solche überhaupt zur Ausbildung gelangt. In den kleineren Arterien behält diese das Lumen auskleidende Zellschicht ihren nicht muskulösen Charakter bei und wird endothelähnlich; in anderen Arterien werden ihre Zellen zu kontraktilen Zellen ohne Muskelfibrillen, in den großen Arterien aber differenziert sich die Schicht wie im Herzen zu einer echten Muskulatur. (Taf. V, Fig. 43—45.)

Tunicata. (Taf. V, Fig. 46—49.)

76.

Bei den Tunicata scheint ein ähnlicher Gegensatz zwischen Herz und Perikard einerseits und peripherem Gefäßsystem andererseits zu existieren, wie bei den Mollusken.

77.

Ontogenetische, histologische und anatomische Befunde lassen folgende Auffassung von der ursprünglichen Morphologie des Herzens als einstweilen zulässig erscheinen.

Der Ventralseite des Darmepithelrohres liegen zwei perikardiale Cölomblasen an, die, aneinander

stoßend, durch eine aus zwei Lamellen bestehende Scheidewand getrennt sind. Diese beiden Lamellen weichen jedoch an der dem Darme zugekehrten Seite auseinander, so daß zwischen ihnen und dem Darme ein ventraler Darmblutsinus, das primitive Tunicatenherz, entsteht. Die doppellamellige Scheidewand unter diesem Herzen (das ventrale Mesocardium) verschwindet frühzeitig, so daß das Kardio-Perikard einen Trog mit doppelter Wand darstellt, dessen Oeffnung dem Darm zugekehrt ist, während der Hohlraum zwischen den beiden Wänden die Leibeshöhle des Perikards darstellt. Die innere Wand ist die Herzwand; sie geht am Rande des Troges in die äußere Wand, die Perikardialwand, über. (Taf. V, Fig. 48 u. 49.)

78.

Die Wand des Perikards besteht aus einem einschichtigen Epithel, das im einfachsten Falle an dem die Herzwand bildenden Bezirk den Charakter eines Muskelepithels annimmt. Der Entstehung entsprechend sind die meist quergestreiften Muskelfibrillen der Muskelzellen der Herzwand der Lichtung des Herzens, ihre kernhaltigen Plasmakörperchen der Lichtung des Perikards zugekehrt.

79.

Das Perikard mit dem eingestülpten Herztrog entfernt sich meist vom Darm, und der Herztrog wird dann von Bindegewebe oder anderen Organen zugedeckt.

80.

Meist wachsen die seitlichen Ränder des in die Perikardblase eingestülpten Herztroges vollständig oder unvollständig, unter Bildung einer Naht oder Rhaphe, zusammen. Dann ist das Herzrohr im Perikardialrohr eingeschlossen, doch gehen die Wandungen der beiden an der Rhaphe, ferner vorn und hinten, ineinander über. (Taf. V, Fig. 46 u. 47.)

81.

Am vorderen und hinteren Ende des Perikards öffnet sich das Herzrohr in die Hauptkanäle des dem Schizocöl oder Blastocöl angehörigen peripheren Hohlraumsystems.

82.

Es wird vielfach angegeben, daß sich das Herz in folgender Weise entwickelt. Es existiert anfangs eine einzige, geschlossene

Epithelblase unter dem Darm, die gemeinsame Anlage von Herz und Perikard. Dann stülpt sich die splanchnische oder viscerale Wand der Blase in ihren Hohlraum ein und bildet die Herzanlage. Ich vermute, daß diese Befunde so zu deuten sind, daß die aus zwei Lamellen bestehende Scheidewand zwischen zwei anfänglich getrennten Cölombläschen sehr rasch verschwindet, mit Ausnahme der darmwärts gerichteten Teile, die durch Auseinanderweichen — die vermeintliche Einstülpung — den Herztrog bilden.

83.

Ein anderer Modus der Entwickelung, der sich leicht von dem von mir als ursprünglich betrachteten ableiten läßt, ist der, daß die beiden Blätter der die beiden perikardialen Cölombläschen trennenden Scheidewand in der Mitte auseinanderweichen und zwischen sich das ab origine geschlossene Lumen des Herzens entstehen lassen. Die schmale dorsale Scheidewand (Mesokard) bleibt als Rhaphe erhalten, die ventrale wird resorbiert.

Enteropneusta. (Taf. V, Fig. 50.)

In dieser Abteilung scheint sich der heuristische Wert des einheitlichen Gesichtspunktes, den wir in die Morphologie des Hämocöls einzuführen versuchen, in besonders interessanter Weise zu bewähren.

84.

Die sogen. Herzblase in der Eichel von Balanoglossus hat mit einem Herzen nichts zu tun, sondern ist eine unpaare (ursprünglich paarige?) Cölomblase, die durchaus dem Perikard der Mollusken und Tunicaten entspricht.

85.

Diese perikardiale Cölomblase liegt über dem Eicheldivertikel des Darmes, sie entwickelt, wie die übrigen Abschnitte der Cölomwandungen, Muskulatur, aber nur an der dem Darmdivertikel zugekehrten Seite. Diese Seite ist dorsalwärts in den Hohlraum der perikardialen Cölomblase eingestülpt, so daß zwischen dieser letzteren und dem Eicheldivertikel des Darmes (Chorda der Autoren) ein Spaltraum entsteht, ein dorsaler Darmblutsinus, der das wirkliche Herz darstellt. Dieses entspricht durchaus dem Herzen resp. überhaupt den zentralen Teilen des Hämocöls der Anneliden, Prosopygier, Arthro-

poden, Mollusken, Tunicaten und Vertebraten, nur hat es, verglichen mit den Tunicaten und Vertebraten, das umgekehrte, d. h. das Articulatenlagerungsverhältnis zum Darm. Einzig dastehend ist seine so weit nach vorn gerückte Lage. (Taf. V, Fig. 50.)

86.

Das übrige Blutgefäßsystem ist bekanntlich ein System von Lücken zwischen den beiden Lamellen der Grenzmembranen des Körpers, welche ausgesparte Reste der larvalen Furchungshöhlen oder des Blastocöls darstellen. Das Rückengefäß liegt im dorsalen, das Bauchgefäß im ventralen Mesenterium. Die Lichtung dieser Gefäße kommt durch Auseinanderweichen der beiden Blätter der Mesenterien (der Grenzlamellen, Basalmembranen) zu stande.

Diese Hauptgefäße haben muskulöse Wandungen, die ihnen aber nicht zu eigen gehören, sondern den anliegenden Wänden des Mesenterialteiles der Cölomsäcke entlehnt sind.

Immer liegt die (vom Mesenterialepithel gelieferte) Muskulatur auf der der Leibeshöhle zugekehrten Seite der die Gefäße umgebenden Grenzmembran. Ein endothelartiger Ueberzug an der Innenseite der Grenzmembran konnte nur bei Ptychodera und an vereinzelten Stellen bei Schizocardium und Glandiceps erkannt werden. Bei Balanoglossus wurde nichts derartiges beobachtet. (Spengel.)

Vertebrata. (Taf. V, Fig. 51—53; Taf. VI.)

Wir beschränken uns vorlaufig darauf, die allgemeine Morphologie des Herzens mit derjenigen der Zentralteile des Hämocöls der Wirbellosen in Vergleich zu stellen.

87.

Die Herzwand besteht von außen nach innen aus folgenden Schichten: 1) Das Epikard, es entspricht dem visceralen oder splanchnischen Peritoneum des perikardialen Abschnittes des Cöloms. 2) Das Myokard bildet die Muskelschicht des Herzens. 3) Das Endokard ist eine innere bindegewebige Haut, die an der dem Herzlumen zugekehrten Seite von einem nie fehlenden Endothel ausgekleidet ist. Dieses Endothel, das auch in allen Gefäßen vorkommt, scheint den wichtigsten Unterschied des Hämocöls der Wirbeltiere dem der Wirbellosen gegenüber zu bedingen, bei welchen es meistens fehlt.

88.

Abgesehen vom Endokard (als dessen morphologischen Hauptbestandteil wir das Endothel betrachten), herrscht zwischen dem subintestinalen Wirbeltierherzen und den kontraktilen Zentralteilen des Herzens der Wirbellosen morphologisch eine fundamentale Uebereinstimmung. Das Herzlumen ist ein Spaltraum zwischen den beiden Blättern des ventralen Mesenteriums, das die beiden lateralen Cölomabschnitte der vordersten Rumpfregion (die beiden sogen. Parietalhöhlen, die später die Perikardhöhle liefern) unterhalb der Epithelwand des Darmes voneinander trennt. In diesem Lumen zeigt sich aber sehr frühzeitig ein Epithelbläschen, die Anlage des Endokards. Die den Herzraum begrenzenden Blätter des Mesenteriums liefern, wie bei den Wirbellosen, das Myokard und Epikard. Der über und unter dem Herzen liegende Teil des Mesenteriums stellt das Mesocardium dar. Das untere Mesokard wird rasch resorbiert, so daß sich das rechte parietale Cölom mit dem linken unter dem Herzen zur Bildung der einheitlichen Perikardhöhle in Verbindung setzt. (Taf. V, Fig. 51—53.)

89.

Wenn die beiden seitlichen Abschnitte des parietalen Cöloms unter dem Darm in der Medianebene zusammenwachsen, um das ventrale Mesenterium zu bilden, so treffen sie sich oft an dieser Stelle zuerst ventral und erst später auch dorsal, so daß eine Zeitlang das zukünftige Lumen des Herzens dorsalwärts, gegen das Entoderm zu, noch nicht abgeschlossen ist. Auf diesem Stadium, das bei Wirbellosen so oft vorübergehend oder dauernd auftritt, stellt das Herz der Wirbeltiere einen Darmblutsinus dar, und zwar einen ventralen. Dieser ventrale Darmblutsinus verschließt sich zum Herzrohr durch Zusammenwachsen seiner dorsalen, dem Darm zugekehrten Ränder, wobei auch das dorsale Mesocardium zu stande kommt. (Taf. V, Fig. 51—53.)

90.

Schon im embryonalen Darmblutsinus liegt das Endothelbläschen, die Anlage des Endokards. Ueber seinen ersten Ursprung gehen die Ansichten weit auseinander. Die einen lassen es entstehen durch Aneinanderlagerung ursprünglich getrennter und zerstreuter Mesenchymzellen, die entweder aus der Cölomwand der Parietalhöhle oder aus dem Entoderm in den

Darmblutsinus auswandern. Der letztere Ursprung scheint bei Amphibien sichergestellt zu sein. Die anderen lassen das Entoderm sich in den embryonalen Darmblutsinus ventralwärts ausbuchten und die Ausbuchtung sich zu dem Endothelbläschen abschnüren, das bei der Bildung des dorsalen Mesokards mit in das gesonderte Herzlumen eingeschlossen wird. (Taf. VI, Fig. 54 u. 55.)

91.

Es ist jedenfalls im höchsten Grade unwahrscheinlich, daß das Endothel bei verschiedenen Wirbeltieren einen so ganz verschiedenen Ursprung nimmt. Sollte sich aber diejenige Ansicht bestätigen, die das Endothel durch Ausbuchtung oder Ausfaltung und Abschnürung des Entoderms in das Lumen der mesodermalen Herzanlage hinein entstehen läßt, so würde der Gegensatz zwischen Wirbeltieren und Wirbellosen verständlich werden. Das Endothel der Wirbeltiere wäre dann ein echtes Gefäßepithel, das dem Lumen des Hämocöls ganz in derselben Weise die freie Oberfläche, die eventuell bewimpert sein könnte, zukehrt, wie das Endothel der Leibeshöhle dem von ihm umschlossenen Hohlraum seine freie Oberfläche darbietet.

92.

Wir haben bis jetzt nur den zweifellos ursprünglichen Bildungsmodus des Herzens ins Auge gefaßt, der bei den Wirbeltieren mit relativ nahrungsdotterarmen Eiern vorkommt, nämlich die Bildung des Herzens aus einer einheitlichen Anlage, wobei selbstverständlich die mesodermalen Bestandteile der Wand der paarigen Cölomblasen entstammen. Bei den Wirbeltieren mit nahrungsdotterreichen Eiern (z. B. bei den Haifischen, Reptilien und Vögeln) und bei den Säugetieren (deren Eier ursprünglich dotterreich waren und die in ihrer Entwickelung noch die augenfälligsten Reminiszenzen an den früheren Dotterreichtum zeigen) bildet sich bekanntlich das Herz aus zwei getrennten Anlagen. Es ist unmöglich, hier die weitgehende Uebereinstimmung mit der doppelten Anlage des Rückengefäßes resp. des Herzens der Lumbriciden und der Arthropoden zu verkennen, die dotterreiche Eier besitzen. Der Unterschied beruht lediglich darin, daß bei den Articulaten die Embryonalanlage den Dotter umwächst und ihn in situ bewältigt, während bei den Vertebraten die Em-

bryonalanlage sich von der Hauptmasse des Dotters, dem Dottersack, abschnürt. Ueberall ist das Herz an seinen Hauptbildungsherd, die zukünftige Mesenterialwand der Mesodermblasen oder Cölomsäcke, gebunden, bei den Wirbeltieren speziell an denjenigen Abschnitt des vordersten Rumpfcöloms, der als Parietalcölom die Anlage des zukünftigen Perikards bildet. Anfänglich erstreckt sich nun das Parietalcölom (wie auch das übrige) nur wenig weit lateralwärts von der Mittellinie in der flachen, dem Dotter aufliegenden Embryonalanlage. (Taf. VI, Fig. 56.)

93.

Wenn wir von der Anlage des Endocardiums (des Endothels) zunächst absehen, so legt sich nun bei diesem zweiten Bildungsmodus das Herz jederseits in den Seitenteilen des parietalen Mesoderms als eine rinnenförmige Einfaltung der Splanchnopleura in die Parietalhöhle an, wodurch zwischen ihr und dem Entoderm jederseits ein embryonaler Darmblutsinus entsteht. Diese Einfaltung entspricht der Kardioblastenrinne der Arthropoden. (Taf. VI, Fig. 56.)

94.

Jederseits wächst nun, von der Herzfalte der Splanchnopleura gefolgt, eine Leiste des Entoderms medialwärts in den Dotter vor, immer weiter, bis sich schließlich die beiden Leisten in der Mittellinie nähern und der Dotter in eine kleinere obere, in dem zum fast geschlossenen Darmrohr eingekrümmten Entoderm enthaltene, und eine größere untere, den Dottersack erfüllende Portion geteilt wird. Schließlich begegnen sich die beiden Leisten in der Medianebene, und es wird der Darmdotter oder der ihm entsprechende Raum vollständig von dem Dottersack getrennt. Die Verwachsungsstelle hat folgenden Bau: in der Mediane liegt eine doppelte Entodermlamelle, gleichsam ein Entodermmesenterium, rechts und links davon die Herzfalte der Splanchnopleura (Kardioblastenfurche), die Einfaltungsöffnung dem Entodermmesenterium zugekehrt und einen embryonalen Darmblutsinus begrenzend. Das Entodermmesenterium wird nun resorbiert und es legen sich die beiden Herzfalten (die Kardioblastenfurchen) mit ihrer Oeffnung in der Mediane aneinander und bilden zusammen das geschlossene Herzrohr unter Bildung eines oberen und unteren Mesocardiums. Das letztere wird resorbiert, so daß sich die rechte Parietal- (Perikard-)Höhle mit der linken

unter dem Herzen in Verbindung setzt. Die aus den verdickten Herzfalten der Splanchnopleura hervorgegangene Herzwand liefert durch Delamination das dicke, mit Bezug auf das Herz innere Myokard (die Muscularis) und das dünne, mit Bezug auf das Herz äußere, der Perikardhöhle zugekehrte Epikard (Peritonealendothel). Die Bildung eines vorübergehenden Entodermmesenteriums wird nur durch die besondere Form des Verschlusses der Körperwand (Abschnürung des Körpers vom Dottersack) bedingt. Sie hat keine über die Grenze des Wirbeltierstammes hinausreichende vergleichend-morphologische Bedeutung. (Taf. VI, Fig. 57—59.)

95.

Was die Abstammung des Herzendothels (des Endocardiums) anbetrifft, so findet man auch bei diesem zweiten Modus der Herzbildung (aus getrennten Anlagen) sehr frühzeitig in jeder Herzeinfaltung der Splanchnopleura (in jedem lateralen Darmblutsinus) ein Endothelbläschen. Ueber dessen Herkunft herrschen wieder dieselben widersprechenden Ansichten, wie beim ersten Bildungsmodus. Die einen halten es für mesenchymatösen Ursprungs, die anderen für entodermaler Herkunft, für durch Ausfaltung und Abschnürung des Entoderms in die Herzeinfaltungen der Splanchnopleura, durch die letzteren gewissermaßen verschluckt, entstanden. Wenn sich die paarigen Herzanlagen unter dem geschlossenen Darmrohr vereinigen, so verschmelzen nach erfolgter Resorption des Entodermmesenteriums zunächst die beiden Endothelbläschen miteinander, bevor sich die sie enthaltenden Herzfalten der Splanchnopleura zur Bildung des Herzrohres aneinander legen. (Taf. VI, Fig. 59.)

Ich muß zum Schlusse gestehen, daß ich zur Zeit keine Möglichkeit einsehe, die in den vorstehenden Thesen entwickelten einheitlichen Gesichtspunkte für die Beurteilung der kontraktilen Teile des Blutgefäßsystems der Nemertinen zu verwenden, die wohl zweifellos ein der Gefäßmuscularis innen anliegendes Epithel besitzen. Diese Gefäße lassen sich nicht als abgeschnürte Teile eines Darmblutsinus, und nicht als exotropische Bildungen von den Cölomsäcken der Cölomaten entsprechenden Organen (es kommen die Gonadensäcke in Betracht) auffassen. Die medialen Gonocölwände bilden hier eben noch kein Darmfaserblatt und noch keine Mesenterien. Daß die Theorie für die Nemertinen versagt, bildet gewiß unter ihren vielen schwachen Punkten einen der schwächsten.

Was die Echinodermen anbetrifft, so sind unsere Kenntnisse von dem, was man als ihr Blutgefäßsystem bezeichnet, noch so ungenügend, daß dieses System zur Zeit, wie mir scheint, einer vergleichend-morphologischen Betrachtung überhaupt noch nicht zugänglich ist. Ein propulsatorischer Zentralteil ist ja bei den Echinodermen überhaupt noch nicht bekannt.

Schlußbemerkung.

Wie ich schon in der Vorbemerkung mitgeteilt habe, werde ich die Zusammenstellung und Diskussion der Beobachtungsgrundlagen, auf denen diese weiteren Thesen ruhen, in besonderen Nachträgen sukzessive publizieren.

Mag das Schicksal aller dieser Thesen sein, welches auch immer, mag auch keine einzige einen dauernden Wert behalten, so hege ich doch die Hoffnung, daß die vorliegende Arbeit dadurch, daß sie die große Lückenhaftigkeit unserer Kenntnisse an das helle Licht gezogen hat, zu neuen Untersuchungen auf einem etwas vernachlässigten Gebiete anregen wird.

Zürich, den 1. November 1902.

Literaturverzeichnis.

Das nachfolgende Verzeichnis enthält, abgesehen von der im ersten und zweiten Hauptabschnitt benutzten Literatur, nur noch die von mir verwerteten Schriften über das Hämocöl der Anneliden. Die Literatur über das Hämocöl der übrigen Abteilungen wird in den „Nachträgen zur Hämocöltheorie" angeführt werden.

1901 Ashworth, J. H., The Anatomy of Scalibregma inflatum Rathke. Quart. J. Micr. Sci., v. 45.

1880 Balfour, Francis M., Handbuch der vergleichenden Embryologie. 1. Bd. 1880, 2. Bd. 1881. Uebersetzt von B. Vetter.

1888 Beddard, Frank E., On the Occurrence of numerous Nephridia in the same Segment in Certain Earthworms, and on the Relationship between the Excretory System in the Annelida and in the Platyhelminths. Quart. J. Micr. Sci., v. 28.

1889 — On Certain Points in the Structure of Urochaeta, E. P., and Dichogaster, nov. gen., with further Remarks on the Nephridia of Earthworms. Quart. J. Micr. Sci., v. 29.

1890 — On the Anatomy, Histology and Affinities of Phreoryctes. Tr. R. Soc. Edinbourgh, v. 35, part 2, 1887—89.

1892 — Researches into the Embryology of the Oligochaeta. No. I. On certain Points in the Development of Acanthodrilus multiporus. Quart. J. Micr. Sci., v. 33.

1892 — Anatomical Description of Two New Genera of Aquatic Oligochaeta. Tr. R. Soc. Edinburgh, v. 36, part 2, 1890—91.

1895 — A monograph of the order of Oligochaeta. Oxford.

1886 Benham, William Blaxland, Studies on Earthworms. Quart. J. Micr. Sci., v. 26.

1891 — The Nephridium of Lumbricus and its Bloodsupply; with Remarks on the Nephridia in other Chaetopoda. Quart. J. Micr. Sci., v. 32.

1893 — A New English Genus of Aquatic Oligochaeta (Sparganophilus) belonging to the Family Rhinodrilidae. Quart. J. Micr. Sci., v. 34.

1896 — Fission in Nemertines. Quart. J. Micr. Sci., v. 39.

1896 — The Blood of Magelona. Quart. J. Micr. Sci., v. 39.

1901 — The Coelomic Fluid in Acanthodrilids. Quart. J. Micr. Sci., v. 44.

1885 Bergh, R. S., Die Exkretionsorgane der Würmer. Eine Uebersicht. Kosmos, Z. f. d. ges. Entwicklungslehre, Jahrg. 1885, v. 2.
1890 — Neue Beiträge zur Embryologie der Anneliden. I. Zur Entwicklung und Differenzierung des Keimstreifens von Lumbricus. Z. wiss. Zool., v. 50.
1891 — Neue Beiträge zur Embryologie der Anneliden. II. Die Schichtenbildung im Keimstreifen der Hirudineen. Z. wiss. Zool., v. 52.
1899 — Nochmals über die Entwicklung der Segmentalorgane. Z. wiss. Zool., v. 66.
1902 — Gedanken über den Ursprung der wichtigsten geweblichen Bestandteile des Blutgefäßsystems. Anat. Anz., v. 20.
1898/1902 — Beiträge zur vergl. Histologie. I. Ueber die Gefäßwandung bei Mollusken. Anat. Hefte, 1. Abt., v. 10, 1. Heft (31. Heft, 1898). II. Ueber den Bau der Gefäße bei den Anneliden. Ibid., v. 14, 2. Heft, und v. 15, 3. Heft (45. u. 49. Heft, 1900). III. Ueber die Gefäßwandung bei Arthropoden, v. 19, 2. Heft (62. Heft, 1902).
1900 Bernard, H. M., A suggested Origin of the Segmented Worms and the Problem of Metamerism. Ann. Nat. Hist. (7. ser.) v. 6.
1892 Bles, E., Report on the Occupation of the Table of the Naples Station. Rep. 61. Meet. Brit. Ass. Adv. Sci.
1896 Blochmann, F., Die Epithelfrage bei Cestoden und Trematoden. Hamburg.
1896 Boas, J. E. V., Ueber Neotenie. Festschr. für Carl Gegenbaur.
1900 Bock, M. de, Le corps cardiaque et les amibocytes des Oligochètes limicoles. Rev. suisse Zool., v. 8.
1901 — Observations anatomiques et histologiques sur les Oligochètes, spécialement sur leur système musculaire. Rev. Suisse Zool., v. 9.
1897 Böhmig, L., Vorläufige Mitteilung über die Exkretionsorgane und das Blutgefäßsystem von Tetrastemma graecense Böhmig. Zool. Anz., v. 20.
1898 — Beiträge zur Anatomie und Histologie der Nemertinen. [Stichostemma graecense (Böhmig), Geonemertes chalicophora (Graff).] Z. wiss. Zool., v. 64.
1896 Bolsius, H., La glande impaire de l'Haementeria officinalis. „La Cellule", v. 12.
1893 Bonnier, J., Sur l'appareil maxillaire des Euniciens. C. R. Ac. Paris, v. 116.
1893 — Notes sur les Annélides du Boulonnais. I. Ophryotrocha puerilis (Clap. et Metschn.) et son appareil maxillaire. Bull. Sci. France Belgique, v. 25.
1883 Bourne, Alfred Gibbs, Contributions to the Anatomy of the Hirudinea. P. R. Soc. London, v. 35. (Vorläufige Mitteilung.)
1884 — Contributions to the Anatomy of the Hirudinea. Quart. J. Micr. Sci., v. 24.

1886/1901 BRANDES, GUSTAV, in LEUCKART, RUDOLF, Die Parasiten des Menschen und die von ihnen herrührenden Krankheiten. 2. Aufl. 1. Band, 2. Abt. Zu Ende geführt von GUSTAV BRANDES. Leipzig.
1898 BRODE, How. S., A contribution to the morphology of Dero vaga. J. Morph. Boston, v. 14.
1888 BRUNOTTE, C., Recherches anatomiques sur une espèce du genre Branchiomma Trav. Stat. Zool. Cette.
1890 BUCHANAN, FLORENCE, Hekaterobranchus Shrubsolii. A new Genus and Species of the Family Spionidae. Q. J. Micr. Sci., v. 31.
1895/96 — On a Blood-forming Organ in the Larva of Magelona. Rep. 65. Meet. British Ass. Adv. Sci.
1891 BÜRGER, OTTO, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Hirudineen. Zur Embryologie von Nephelis. Zool. Jahrb., Anat., v. 4.
1894 — Neue Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Hirudineen. Zur Embryologie von Hirudo medicinalis und Aulastomum gulo. Z. wiss. Zool., v. 58.
1895 — Die Nemertinen des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Fauna Flora Golf. Neapel, 22. Monographie, Berlin.
1870 BÜTSCHLI, O., Zur Entwicklungsgeschichte der Biene. Z. wiss. Zool., v. 20.
1883 — Ueber eine Hypothese bezüglich der phylogenetischen Herleitung des Blutgefäßapparates eines Teils der Metazoen. Morphol. Jahrb. GEGENBAUR, v. 8.
1897 CANTACUZÈNE, J., Organes phagocytaires observés chez quelques Annélides marines. C. R., v. 125.
1879 CATTANEO, GIACOMO, Le individualità animali. Studio morfologico. Atti Soc. Italiana Sci. nat., v. 22, Milano.
1882 — Sull' origine della metameria. Napoli.
1882 — Le colonie lineari e la morfologia dei Molluschi. Estratto. Zool. Anz., v. 5.
1883 — Le colonie lineari e la morfologia dei Molluschi. Bibl. Sci. internaz., v. 33, Milano.
1895 — Delle varie teorie relative all' origine della metameria, e del nesso fra il concetto aggregativo e differenziativo delle forme animali. Boll. Mus. Zool. Anat. comp. Università Genova, nr. 28.
1869 CLAPARÈDE, ÉDOUARD, Histologische Untersuchungen über den Regenwurm (Lumbricus terrestris L.). Z. wiss. Zool., v. 19.
1873 — Recherches sur la structure des Annélides sédentaires. Mém. Soc. Phys. Hist. Nat. Genève, v. 22.
1869 — und MECZNIKOW, ELIAS, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Chätopoden. Z. wiss. Zool., v. 19.
1873 CLAUS, C., Zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung von Branchipus stagnalis und Apus cancriformis. Abh. Ges. Wiss. Göttingen, v. 18.

1899 Cognetti, L., Ricerche intorno alla struttura dell'apparato circolatorio degli Oligocheti. L'apparato valvolare nel vaso dorsale degli Enchitreidi. Atti Acc. Torino, v. 34.
1892 Cori, C. J., Ueber Anomalien der Segmentierung bei Anneliden und deren Bedeutung für die Theorie der Metamerie. Z. wiss. Zool., v. 54.
1891 Cuénot, L., Études sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale. 2. partie: Invertébrés. Arch. Zool. expér. génér., 2. sér., v. 9.
1897 — Études physiologiques sur les Oligochètes. Arch. Biol., v. 15.
1897 — Les globules sanguins et les organes lymphoïdes des Invertébrés. (Revue critique et nouvelles recherches.) Arch. Anat. Micr. Paris, v. 1.
1888 Cunningham, J. T., On some Points in the Anatomy of Polychaeta. Quart. J. Micr. Sci., v. 28.
1896/97 Doflein, Franz J. Th., Die Eibildung bei Tubularia. Z. wiss. Zool., v. 62.
1866/67 Eberth, Ueber den Bau und die Entwickelung der Blutkapillaren. II. Würzburger Nat. Z.
1895/96 Eisen, Gustav, Pacific coast Oligochaeta. I. Phoenicodrilus taste; Pontodrilus michaelseni, Eclipidrilus frigidus. Mem. California Ac. Sci., v. 2, 1895. II. Benhamia, Acanthodrilus, Aleodrilus, Sparganophilus, Deltania, Phoenicodrilus. Ibid., v. 2, 1896.
1887 Eisig, Hugo, Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel. Fauna Flora Golf. Neapel, 16. Monographie, Berlin.
1898 — Zur Entwicklungsgeschichte der Capitelliden. Mt. Zool. Station Neapel, v. 13.
1900 Embleton, Alice L., On the Structure and Affinities of Echiurus unicinctus. Tr. Linn. Soc. London, 2. ser., v. 8.
1883 Emery, Carlo, Colonie lineari e Metameria. A proposito di un recente libro del Dott. Cattaneo. Riflessioni. Giorn. internaz. Sci. med., ann. 5, Napoli.
1886 — La régénération des segments postérieurs du corps chez quelques Annélides Polychètes. Arch. Ital. Biol., v. 7.
1900 Faussek, Victor, Untersuchungen über die Entwickelung der Cephalopoden. Mt. Zool. Station Neapel, v. 14.
1897 Fauvel, Pierre, Recherches sur les Ampharétiens, Annélides polychètes sédentaires, morphologie, anatomie, histologie, physiologie. Bull. Sci. France Belgique, v. 30.
1898 Flexner, Simon, The regeneration of the nervous system of Planaria torva and the anatomy of the nervous system of double-headed forms. J. Morphol., v. 14.
1887 Fraipont, Julien, Le genre Polygordius. Une monographie. Fauna Flora Golf. Neapel, 14. Monographie.
1900 Gamble, F. W., and Ashworth, J. H., The Anatomy and Classification of the Arenicolidae, with some Observations on their Post-larval Stages. Quart. J. Micr. Sci., v. 43.

1901 GARBE, AUG., Untersuchungen über die Entstehung der Geschlechtsorgane bei den Ctenophoren. Z. wiss. Zool., v. 69.
1853 GEGENBAUR, CARL, Ueber die sogen. Respirationsorgane des Regenwurms. Z. wiss. Zool., v. 4.
1870 — Grundzüge der vergleichenden Anatomie. 2. umgearbeitete Auflage. Leipzig.
1898/1901 — Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen. 1. Bd. 1898, 2. Bd. 1901.
1876 GIARD, A., Note sur le développement de la Salmacina Dysteri. C. R. Ac. Sci., v. 82.
1895 GILSON, G., The Nephridial Duct of Owenia. Anat. Anz., v. 10.
1895 GOODRICH, EDWIN S., On the Coelom, Genital Ducts and Nephridia. Quart. J. Micr. Sci., v. 37, n. ser.
1897 — Notes on Oligochaetes, with the Description of a New Species. Quart. J. Micr. Sci., v. 39.
1899 — On the Communication between the Coelom and the Vascular System in the Leech, Hirudo medicinalis. Quart. J. Micr. Sci., v. 42, n. ser.
1898/1900 — On the Nephridia of the Polychaeta. Part I, II, III. Quart. J. Micr. Sci., v. 40, 41, 43, n. ser., 1898, 1899, 1900.
1901 — On the Structure and Affinities of Saccocirrus. Quart. J. Micr. Sci., v. 44, n. ser.
1899 GRAF, ARNOLD, Hirudineenstudien. Nov. Act. Ac. Leop. Car., v. 72.
1892/93 GRAFF, L. VON, Pelagische Polycladen. Z. wiss. Zool., v. 55.
1900 GRAVIER, CHARL., Contribution à l'étude des Annélides polychètes de la mer rouge. Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Paris, 4. sér. v. 2 u. 3.
1896 — Recherches sur les Phyllodociens. Bull. Sci. France Belgique, v. 29.
1888 GROBBEN, CARL, Die Perikardialdrüse der chätopoden Anneliden, nebst Bemerkungen über die perienterische Flüssigkeit derselben. S.B. Ak. Wien, v. 97.
1888 — Die Perikardialdrüse der Lamellibranchiaten. Ein Beitrag zur Kenntnis der Anatomie dieser Molluskenklasse. Arb. Zool. Inst. Wien, v. 7.
1897 GRÖNBERG, GÖSTA, Beiträge zur Kenntnis der Gattung Tubularia. Z. Jahrb., Abt. Morphol., v. 11.
1866 HAECKEL, ERNST, Generelle Morphologie der Organismen. 2 Bände. Berlin.
1896 — Systematische Phylogenie der wirbellosen Tiere (Invertebrata). Berlin.
1899 HARRINGTON, NATHAN RYSSEL, The calciferous glands of the Earthworm [Lumbricus terrestris] with Appendix on the circulation. J. Morphol., v. 15.
1884 HASWELL, WILL. A., The Marine Annelides of the order Serpulea. Some observations on their anatomy, with the characteristics of the australian species. P. Linn. Soc. N. S. Wales, v. 9.

1900 Haswell, William A., On a new Histriobdellid. Quart. J. Micr. Sci., v. 43.
1878 Hatschek, Berthold, Studien über Entwickelungsgeschichte der Anneliden. Ein Beitrag zur Morphologie der Bilaterien. Arb. Zool. Inst. Wien, v. 1.
1880 — Ueber Entwicklungsgeschichte von Echiurus und die systematische Stellung der Echiuridae (Gephyrei chaetiferi). Arb. Zool. Inst. Wien, v. 3.
1881 — Protodrilus Leuckartii. Eine neue Gattung der Archianneliden. Arb. Zool. Inst. Wien, v. 3.
1888/91 — Lehrbuch der Zoologie. Jena.
1897/98 Hepke, Paul, Ueber histo- und organogenetische Vorgänge bei den Regenerationsprozessen der Naiden. Z. wiss. Zool., v. 63.
1881 Hertwig, Oscar u. Richard, Die Cölomtheorie. Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes. Jena.
1898 Hescheler, Karl, Ueber Regenerationsvorgänge bei Lumbriciden. 2. Teil. Jena. Z. Naturw., v. 31.
1900 — Mollusca, in Langs Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, 2. Aufl., 1. Lieferung.
1893 Hesse, R., Beiträge zur Kenntnis des Baues der Enchyträiden. Z. wiss. Zool., v. 57.
1865 His, W., Die Häute und Höhlen des Körpers. Basel.
1885 Horst, R., Ueber ein räthselhaftes Organ bei den Chlorämiden Qfg. (Pherusea Gr.). Zool. Anz., v. 8.
1883 Hubrecht, A. A. W., On the ancestral form of the Chordata. Quart. J. Micr. Sci., n. ser., v. 33.
1855 Huxley, Th., On a hermaphrodite and fissiparous species of tubicular Annelid. Edinburgh N. Phil. J., v. 1.
1875 — On the Classification of the Animal Kingdom. Quart. J. Micr. Sci., v. 15.
1899 Jameson, H. Lyster, Contributions to the Anatomy and Histology of Thalassema neptuni Gärtner. Zool. Jahrb. Anat., v. 12.
1902 Janda, Viktor, Ueber die Regeneration des Centralnervensystems und Mesoblastes bei Rhynchelmis. S.B. Böhm. Ges. 1902.
1884 Jijima, Jsao, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Süßwasser-Dendrocölen (Tricladen). Z. wiss. Zool., v. 40.
1901 Jkeda, Iwaji, Observations on the Development, Structure and Metamorphosis of Actinotrocha. J. Coll. Sci. Imper. Univ. Tokyo, v. 13.
1896 Johansson, Ludwig, Ueber den Blutumlauf bei Piscicola und Callobdella, in Festskr. Lilljeborg Upsala.
1896 — Bidrag till Kännedomen om Sveriges Ichthyobdellider. Akademisk Afhandling, Upsala.
1898 — Einige systematisch wichtige Theile der inneren Organisation der Ichthyobdelliden. Zool. Anz., v. 21.

1887 JOURDAN, ÉT., Étude anatomique sur le Siphonostoma diplochaetos OTTO. Ann. Mus. Hist. nat. Marseille, Zool., v. 3, Mém. 2.
1887 — Études histologiques sur deux espèces du genre Eunice. Ann. Sci. Nat, sér. 7, v. 2.
1895 KENG, LIM, BOON., On the Coelomic Fluid of Lumbricus terrestris in Reference to a Protective Mechanism. Phil. Tr., v. 186 B.
1882 KENNEL, J. VON, Ueber Ctenodrilus pardalis CLAP. Ein Beitrag zur Kenntniss der Anatomie und Knospung der Anneliden. Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg, SEMPER, v. 5.
1888 — Ueber Theilung und Knospung der Thiere. Festrede. Dorpat.
1886 KLEINENBERG, NICOLAUS, Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus. Nebst Bemerkungen über die Entwicklung anderer Polychäten. Z. wiss. Zool., v. 44.
1894 KORSCHELT, EUGEN, Ueber Ophryotrocha puerilis CLAP., MECZN. und die polytrochen Larven eines anderen Anneliden (Harpochaeta cingulata nov. gen. nov. spec.). Z. wiss. Zool., v. 57.
1890/93 — und HEIDER, K., Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Spezieller Teil. 1. Heft 1890, 2. Heft 1892, 3. Heft 1893.
1902 — — Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgemeiner Teil. 1. Lieferung. 1. und 2. Auflage.
1871 KOWALEVSKY, A., Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mém. Ac. St. Pétersb., sér. 7, v. 16.
1896 — Étude sur l'anatomie de l'Acanthobdella peledina. (Communication préliminaire.) Bull. Ac. St. Pétersb., v. 5.
1897 — Études biologiques sur les Clepsines. Mém. Ac. Imp. Sci. Pétersbourg, 8. sér., v. 5.
1900 — Étude biologique de l'Haementeria costata MÜLLER. Mém. Ac. Imp. Sci. St. Pétersbourg, 8. sér., v. 11.
1885 KÜKENTHAL, WILLY, Ueber die lymphoiden Zellen der Anneliden. Jena. Z. Naturw., v. 18.
1864 KUPFFER, C., Blutbereitende Organe bei den Rüsselegeln. Z. wiss. Zool., v. 14.
1858 LACAZE-DUTHIERS, H., Recherches sur la Bonellie (Bonellia viridis). Ann. Sci. nat., sér. 4, v. 10.
1879/81 LANG, ARNOLD, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie und Histologie des Nervensystems der Plathelminthen. I—V. Mt. Zool. Stat. Neapel, v. 1—3.
1881 — Der Bau von Gunda segmentata und die Verwandtschaft der Plathelminthen mit Cölenteraten und Hirudineen. Mt. Zool. Stat. Neapel, v. 3.
1883/84 — Referat über die VON GRAFFsche Rhabdocölidenmonographie. Biol. Centralbl., v. 3.
1884 — Die Polycladen (Seeplanarien) des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Eine Monographie. Leipzig. (Fauna Flora Golf. Neapel, v. 11.)

1887 Lang, Arnold, Mittel und Wege phylogenetischer Erkenntnis. Rede, gehalten in der Aula der Universität zu Jena. Jena.
1888 — Ueber den Einfluß der festsitzenden Lebensweise auf die Tiere und über den Ursprung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Teilung und Knospung. Jena.
1888/94 — Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. 1. Abteilung 1888, 2. Abteilung 1889, 3. Abteilung 1892, 4. Abteilung 1894. Jena.
1900 — Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. 2. Aufl. 1. Lief. Mollusca, bearbeitet von Karl Hescheler. Jena.
1902 — Fünfundneunzig Thesen über den phylogenetischen Ursprung und die morphologische Bedeutung der Zentralteile des Blutgefäßsystems der Tiere. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich, Jahrg. 47.
1864/65 Lankester, E. Ray, The Anatomy of the Earthworm. Part I. Quart. J. Micr. Sci., n. ser., v. 4, 1864. Part II u. III. Ibid., v. 5, 1865.
1870 — A contribution to the knowledge of the lower Annelids. Tr. Linn. Soc. London, v. 26.
1873 — On the primitive Cell-layers of the Embryo as the Basis of genealogical Classification of Animals and on the Origin of Vascular and Lymph Systems. Ann. Nat. Hist., v. 11.
1877 — Notes on the Embryology and Classification of the Animal Kingdom, comprising a Revision of Speculations relative to the Origin and Significance of the Germ-layers. Quart. J. Micr. Sci., v. 17.
1880 — On the Connective and Vasifactive Tissues of the Medicinal Leech. Quart. J. Micr. Sci., n. ser., v. 20.
1900 — A Treatise on Zoology. Part II. The Porifera and Coelentera. Chapter II. The Enterocoela and the Coelomocoela. London.
1835 Leo, F., Ueber einige ausgezeichnete anatomische und physiologische Verhältnisse der Piscicola geometra. Müllers Arch. Anat.
1884 Lessona, Sull'anatomia dei Polioftalmi. Mem. R. Ac. Torino, (2), v. 35.
1879/86 Leuckart, Rudolf, Die Parasiten des Menschen und die von ihnen herrührenden Krankheiten. 2. Aufl. 1. Band. 1. Abt.
1849 Leydig, Franz, Zur Anatomie von Piscicola geometrica mit teilweiser Vergleichung anderer einheimischer Hirudineen. Z. wiss. Zool., v. 1.
1849 — Zum Zirkulations- und Respirationssystem von Nephelis und Clepsine. Berichte von der Kgl. zoot. Anst. Würzburg.
1850 — Ueber Paludina vivipara. Ein Beitrag zur näheren Kenntnis dieses Tieres in embryologischer, anatomischer und histologischer Beziehung. Z. wiss. Zool., v. 2.
1857 — Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere. Frankfurt.

1864 LEYDIG, FRANZ, Vom Bau des tierischen Körpers. Handbuch der vergleichenden Anatomie. 1. Band. Tübingen.
1865 — Ueber Phreoryctes Menkeanus HOFM. nebst Bemerkungen über den Bau anderer Anneliden. Arch. mikr. Anat., v. 1.
1889 — Ueber Argulus foliaceus. Neue Mitteilung. Arch. mikr. Anat., v. 33.
1882 LUDWIG, HUBERT, Entwicklungsgeschichte der Asterina gibbosa FORBES. Z. wiss. Zool., v. 37.
1901 LÜHE, M., Ueber einen eigentümlichen Cestoden aus Acanthias. Zool. Anz., v. 24.
1902 — Urogonoporus armatus, ein eigentümlicher Cestode aus Acanthias mit anschließenden Bemerkungen über die sogen. Cestodarier. In: Arch. Parasitolog., v. 5.
1895 MAKAROW, N. N., Ueber die Bildung neuer Segmente bei den Oligochäten. Zool. Anz., v. 18.
1893 MALAQUIN, A., Recherches sur les Syllidiens. Morphologie, Anatomie, Reproduction, Développement. Mém. Soc. Sci. Arts, Lille.
1866 MECZNIKOW, EL., Apsilus lentiformis, ein Rädertier. Z. wiss. Zool., v. 16.
1870 METSCHNIKOFF, ELIAS, (Kurze Notiz über Polygordiuslarven). Bull. Ac. St. Petersburg, v. 15.
1875 — Embryologisches über Geophilus. Z. wiss. Zool., v. 25.
1882 MEYER, EDUARD, Zur Anatomie und Histologie von Polyophthalmus pictus CL. Arch. mikr. Anat., v. 32.
1887/88 — Studien über den Körperbau der Anneliden. Mt. Zool. Stat. Neapel, v. 7 u. 8.
1890 — Die Abstammung der Anneliden. Der Ursprung der Metamerie und die Bedeutung des Mesoderms. Biol. Centralbl., v. 10.
1901 — Studien über den Körperbau der Anneliden. Mt. Zool. Station Neapel, v. 14.
1886 MICHAELSEN, W., Untersuchungen über Enchytraeus Möbii und andere Enchyträiden. Dissertation. Kiel.
1886 — Ueber Chylusgefäßsysteme bei Enchyträiden. Arch. mikr. Anat., v. 28.
1887 — Enchyträiden-Studien. Arch. mikr. Anat., v. 30.
1888 — Beiträge zur Kenntniss der deutschen Enchyträiden-Fauna. Arch. mikr. Anat., v. 31.
1897 — Organisation einiger neuer oder wenig bekannter Regenwürmer von Westindien und Südamerika. Zool. Jahrb., Abt. Morphol., v. 10.
1898 MICHEL, A., Recherches sur la régénération chez les Annélides. Bull. Sci. France Belgique, v. 31.
1894 MONTGOMERY, T. H., Stichostemma eilhardi nov. gen. nov. spec. Ein Beitrag zur Kenntnis der Nemertinen. Dissertation. Berlin.
1896 — Preliminary Note on the Histology of Cerebratulus lacteus VERRILL. Zool. Anz., v. 19.

1896 Monticelli, Fr. Sav., Contribuzioni allo studio degli Anellidi di Porto-Torres (Sardegna). Boll. Soc. Nat. Napoli, v. 10.
1892 Morgan, T. H., Spiral Modification of Metamerism. J. Morphol., v. 7.
1895 — A Study of Metamerism. Quart. J. Micr. Sci., v. 37.
1902 — Experimental Studies of the internal Factors of Regeneration in the Earthworm. Arch. Entwicklungsmech. Roux, v. 14.
1886 Nusbaum, J., Recherches sur l'organogenèse des Hirudinées. Arch. Slaves Biol., v. 1.
1895 — Zur Anatomie und Systematik der Enchyträiden. Biol. Centralbl., v. 15.
1897 — und Rakowski, J., Ein Beitrag zur näheren Kenntnis der Anatomie des Rückengefäßes und des sog. Herzkörpers bei den Enchyträiden. Biol. Centralbl., v. 17.
1894 Oka, Asajiro, Beiträge zur Anatomie von Clepsine. Z. wiss. Zool., v. 58.
1902 — Ueber das Blutgefäßsystem der Hirudineen. Vorläufige Mitt. Annot. Zool. Japonenses, v. 4, part 2, Tokyo.
1874 Perrier, Edmond, Études sur l'organisation des Lombriciens terrestres. Arch. Zool. expér., v. 3.
1881 — Études sur l'organisation des Lombriciens terrestres. IV. Organisation des Pontodrilus. Arch. Zool. expér., v. 9.
1881 — Les colonies animales et la formation des organismes. Paris.
1898/99 Picton, Lionel James, On the Heart-body and Coelomic Fluid of certain Polychaeta. Quart. J. Micr. Sci., v. 41.
1897/1901 Plate, Ludwig H., Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen. A. Zool. Jahrb., Suppl. IV, 1897. B. Ibid. 1899. C. Ibid., Suppl. V, 1901.
1878 Power, d'Arcy, On the Endothelium of the Body Cavity and Blood-Vessels of the Common Earthworm, as demonstrated by Silver-staining. Quart. J. Micr. Sci., v. 18.
1850 Quatrefages, A. de, Sur la circulation des Annélides. Ann. Sci. nat., sér. 3, v. 14.
1865 — Histoire naturelle des Annélés marins et d'eau douce. Tome 2, 2. partie. Paris.
1901 Rabes, Otto, Transplantationsversuche an Lumbriciden. Histologie und Physiologie der Transplantationen. Arch. Entwickelungsmech., v. 13.
1894 Racovitza, E. G., Sur les amibocytes, l'ovogénèse et la ponte chez la Micronereis variegata (Claparède). C. R. Ac. Sci. Paris, v. 118.
1895 — Sur le rôle des amibocytes chez les Annélides polychètes. C. R. Ac. Sci. Paris, v. 120.
1896 — Le lobe céphalique et l'encéphale des Annélides polychètes (Anatomie, Morphologie, Histologie). Arch. Zool. expér. et génér., 3. sér., v. 4.
1871 Rajewski (Ueber eine Polygordiuslarve). Ber. Ges. Freunde Naturk. Moskau, v. 10 (russisch).

1892 RANDOLPH, HARRIET, The Regeneration of the tail in Lumbriculus. J. Morphol., v. 7.
1891 RETZIUS, GUSTAF, Ueber Nervenendigungen etc. und über die Muskelzellen der Gefäßwände bei den polychäten Anneliden. Verh. biol. Ver. Stockholm, v. 3.
1901 RIBAUCOURT, ED. DE, Étude sur l'anatomie comparée des Lombricides. Rev. Sci. France Belg., v. 35.
1882 RIETSCH, MAXIMILIEN, Étude sur le Sternapsis scutata. Ann. Sci. nat., sér. 6, v. 13.
1886 — Étude sur les Géphyriens armés ou Échiuriens. Recu. zool. Suisse, v. 3.
1896 ROSA, DAN., I linfociti degli Oligocheti. Ricerche istologiche. Mem. Acc. Torino, 2. ser., v. 46.
1898 — I pretesi rapporti genetici tra i linfociti ed il cloragogeno. Atti Acc. Torino, v. 33.
1889 ROULE, LOUIS, Études sur le développement des Annélides et en particulier d'un Oligochaete limicole marin. Ann. Sci. nat., sér. 7, v. 7.
1882/83 SALENSKY, W., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Biol. Centralbl., v. 2.
1883 — Étude sur le développement des Annélides. Arch. Biol. VAN BENEDEN, VAN BAMBEKE, v. 4.
1894 SCHÄPPI, TH., Das Chloragogen von Ophelia radiata. Jena. Z. Naturw., v. 28.
1887 SCHAEFF, ROBERT, On Ctenodrilus parvulus n. sp. Quart. J. Micr. Sci., v. 27.
1885 SCHIMKEWITSCH, WLADIMIR, Ueber die Identität der Herzbildung bei den Wirbel- und wirbellosen Tieren. Zool. Anz., 8. Jahrg.
1885 — Noch etwas über die Identität der Herzbildung bei den Metazoen. Zool. Anz., 8. Jahrg.
1896 — Studien über parasitische Copepoden. Z. wiss. Zool., v. 61.
1902 SCHNEIDER, KARL CAMILLO, Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena.
1896 SCHNEIDER, GUIDO, Ueber phagocytäre Organe und Chloragogenzellen der Oligochäten. Z. wiss. Zool., v. 61.
1897 — Ueber die Segmentalorgane und den Herzkörper einiger Polychäten. Arb. K. Nat. Ges. St. Petersburg, v. 27.
1898 — Zu Prof. CUÉNOTS Études physiologiques sur les Oligochètes. Zool. Anz., v. 21.
1899 — Ueber Phagocytose und Exkretion bei den Anneliden. Z. wiss. Zool., v. 66.
1902 SCHULTZ, EUGEN, Aus dem Gebiete der Regeneration. II. Ueber die Regeneration bei Turbellarien. Z. wiss. Zool., v. 72.
1854 SCHULTZE, MAX, Bericht über einige im Herbst 1853 an der Küste des Mittelmeeres angestellte zootomische Untersuchungen. Verh. phys.-med. Ges. Würzburg, v. 4.
1884 SEDGWICK, ADAM, On the Origin of metameric Segmentation and some other morphological questions. Quart. J. Micr. Sci., n. ser., v. 24.

1896 SEELIGER, O., Natur und allgemeine Auffassung der Knospenfortpflanzung der Metazoen. Verh. D. Zool. Ges. 6. Vers.

1876/77 SEMPER, C., Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Tiere. III. Strobilation und Segmentation, in: Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg, v. 3.

1880 SOMMER, FERDINAND, Die Anatomie des Leberegels Distomum hepaticum L. Z. wiss. Zool., v. 34.

1879 SPENGEL, J. W., Beiträge zur Kenntnis der Gephyreen. I. Die Eibildung, die Entwicklung und das Männchen von Bonellia. Mt. Zool. Station Neapel.

1880 — Beiträge zur Kenntnis der Gephyreen. II. Die Organisation des Echiurus Pallasii. Z. wiss. Zool., v. 34.

1881/82 — Oligognathus Bonelliae, eine schmarotzende Eunicee. Mt. Zool. Stat. Neapel., v. 3, 1882.

1893 — Enteropneusten. Fauna Flora Golf. Neapel, 18. Monogr.

1883 STEEN, JOHANNES, Anatomisch-histologische Untersuchung von Terebellides Stroemii M. SARS. Jena. Z. Naturw., v. 16.

1891 THIELE, JOHANNES, Die Stammesverwandtschaft der Mollusken. Ein Beitrag zur Phylogenie der Tiere. Jena. Z., v. 25.

1902 — Zur Cölomfrage Zool. Anz., v. 25.

1883 TIMM, R, Beobachtungen an Phreoryctes Menkeanus HOFFMR. und Nais, ein Beitrag zur Kenntnis der Fauna Unterfrankens. Arb. zool. Inst. Würzburg, v. 6.

1895/96 UDE, H., Beiträge zur Kenntnis der Enchyträiden und Lumbriciden. Z. wiss. Zool., v. 61.

1863 UDEKEM, J. D', Mémoire sur les Lombriciens. I. Mém. Ac. R. Belgique, v. 35.

1879 VEJDOVSKY, FRANZ, Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Anneliden. I. Monographie der Enchyträiden. Prag.

1882 — Untersuchungen über die Anatomie, Physiologie und Entwicklung von Sternaspis. Denk. Ak. Wien, v. 43.

1884 — System und Morphologie der Oligochäten. Prag.

1888/92 Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Mit Atlas von 32 Taf. und 10 Holzschnitten. Prag.

1892 — Zur Entwicklungsgeschichte des Nephridialapparates von Megascolides australis. Arch. mikr. Anat., v. 40.

1900 — Noch ein Wort über Entwicklung der Nephridien. Z. wiss. Zool., v. 67.

1888/94 VOGT, CARL, et YUNG, ÉMILE, Traité d'anatomie comparée pratique. v. 1 1888, v. 2 1894.

1888 VOIGT, WALTER, Beiträge zur feineren Anatomie und Histologie von Branchiobdella varians. Arb. Inst. Würzburg.

1891 WAGNER, FRANZ VON, Zur Kenntnis der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von Microstoma nebst allgemeinen Bemerkungen über Teilung und Knospung im Thierreich. Zool. Jahrb., Abt. Anat., v. 4.

1901 WALLENGREN, Hs., Zur Kenntnis des peripheren Nervensystems der Proboscis bei den Polychäten. Jena. Z. Naturw., v. 36 (N. F. v. 29).

1902 WEBER, MAX, Siboga-Expeditie. Introduction et Description de l'Expédition. Monographie I.
1858 WILLIAMS, T., Researches on the Structure and Homology of the Reproductive Organs of the Annelids. Phil. Tr.
1899 WILLEM, VICTOR, Observations sur l'excrétion chez l'Arénicole. Trav. Stat. Z. Wimereux, v. 7.
1899 — et MINNE, ACHILLE, Recherches sur la digestion et l'absorption intestinale chez le Lombric. Livre Jubil. CH. VAN BAMBEKE. Bruxelles.
1899/1900 — — Recherches sur l'excrétion chez quelques Annélides. Mém. cour. et Mém. Sav. étr. Ac. R. Belgique, v. 58.
1900 WILSON, CHAS. B., The habits and early development of Cerebratulus Lacteus (VERRILL). A contribution to physiological morphology. Quart. J. Micr. Sci., n. ser., v. 43.
1889 WILSON, EDM. B., The Embryology of the Earthworm. J. Morphol., v. 3.
1898 — Considerations on Cell-Lineage and ancestral Reminiscence, based on a Re-Examination of some Points in the early Development of Annelids and Polyclades. Ann. New York Ac. Sci., v. 11.
1885 WIREN, AXEL, Om Circulations- och Digestions-Organen hos Annelider af Familjerna Ampharetidae, Terebellidae och Amphictenidae. K. Svenska Vetensk. Ak. Handl., v. 21.
1887 — Beiträge zur Anatomie und Histologie der limivoren Anneliden. K. Svenska Vetensk. Ak. Handl., v. 22.
1901 WOLTERECK, R., Ueber den feineren Bau der Polygordius-Larve der Nordsee und die Entstehung des Annelids in derselben. Habilitationsschrift Leipzig.
1902 — Trochophora-Studien. I. Ueber die Histologie der Larve und die Entstehung des Annelids bei den Polygordius-Arten der Nordsee. In: Bibl. Zool. CHUN, v. 13, Heft 34.
1902 — Ueber zwei Entwickelungstypen der Polygordius-Larve. Verh. 5. internat. Zool.-Kongr. Berlin, 1901.
1886/88 ZELINKA, CARL, Studien über Rädertiere. I. Ueber die Symbiose und Anatomie von Rotatorien aus dem Genus Callidina. Z. wiss. Zool., v. 44, 1886. II. Der Raumparasitismus und die Anatomie von Discopus synaptae n. g. n. sp. Ibid., v. 47, 1888.
1883 ZEPPELIN, MAX Graf, Ueber den Bau und die Teilungsvorgänge des Ctenodrilus monostylos n. sp. Z. wiss. Zool., v. 39.
1889 ZIEGLER, HEINRICH ERNST, Die Entstehung des Blutes der Wirbeltiere. Ber. Ges. Freiburg, v. 4.
1890 — Die Entstehung des Blutes der Wirbeltiere. Humboldt, v. 9.
1898 — Ueber den derzeitigen Stand der Cölomfrage. Verh. D. Zool. Ges., ann. 1898.

Tafel- und Figurenerklärung.

Schematische Abbildungen zur Erläuterung der entwickelten Ansichten über die phylogenetische Entstehung und die morphologische Bedeutung des Blutgefäßsystems der Tiere. Das Gefäßendothel ist nur bei den Wirbeltieren berücksichtigt.

Bedeutung der Farben:

grün: Darmepithel;

karminroth: Hohlraum des Hämocöls, resp. Blutflüssigkeit;

blau: Hohlraum des Cöloms oder Perikards, resp. Cölomlymphe;

gelb: Cölothel resp. Perikardepithel und seine Derivate;

orange: aus dem Cölothel hervorgegangene Muskulatur (in den Figuren meist Herzmuskulatur).

Die dickeren schwarzen Linien bedeuten die Basalmembran (Grenzmembran) des Cölothels = Intima des eigenwandigen Hämocöls

Tafel I.

Schematische Horizontalschnitte durch einen Abschnitt des Rumpfes zur Erläuterung der phylogenetischen Entstehung des Hämocöls und Gonocöls der Annelida.

Fig. 1. Turbellarienähnliche Stammform mit segmentalen Gonadenblasen und segmentalen Gastrocöldivertikeln. In den Gonaden je zwei Verdickungen des Gonadenepithels, die eine Ei-, die andere Dotterzellen liefernd.

Fig. 2. Anschwellung der Gonadenblasen zu Sackgonaden mit kontraktiler Wand. Reduktion der Gastrocöldivertikel. Auftreten des Hämocölspaltraums.

Fig. 3. Die Sackgonaden zum Gonocöl differenziert. Durch Delamination der Gonocölwandung hat sich eine äußere Muscularis von einem inneren Cölomepithel gesondert. Darmsinus und Septalsinusse des Hämocöls deutlich unterscheidbar. An Stelle der Dotterzellendrüse eine cytogene Lymphdrüse.

Fig. 4. Annelidenschema. Entstehung, Umbildung und teilweise oder gänzliche Reduktion der Dissepimente. Bildung von Blutgefäßschlingen aus Resten der Septalsinusse. Bildung des Blutgefäßnetzes des Darmes aus Resten des Darmblutsinus. Die intestinale Muskulatur der Gonocölwand wird zur Darmmuskulatur, die somatische zur Körpermuskulatur.

Tafel II.

Annelida. Verschiedene Formen des Hämocöls. Verschiedene Differenzierung seiner Wandungen.

Fig. 5. Querschnitt durch die mediane Körperpartie. Darmblutsinus, außen begrenzt von der Muscularis der intestinalen Gonocölwand. Dorsales und ventrales Mesenterium mit kleinen, durch Auseinanderweichen ihrer beiden Cölothellamellen gebildeten Blutgefäßen. Die Muscularis der parietalen Cölomwand bildet die Längsmuskulatur des Körpers.

Fig. 6. Beginnende Sonderung des Rückengefäßes aus dem Darmblutsinus, der auf ein Lakunennetz reduziert ist. Bauchgefäß schon gesondert und ins ventrale Mesenterium abgerückt. Die Muscularis der intestinalen Cölomwand wird zur Darmmuskulatur, diejenige der hämalen Cölomwände zur Gefäßmuskulatur.

Fig. 7. Rückengefäß gesondert und in das dorsale Mesenterium eingeschlossen, mit dem Darmgefäßnetz durch eine paarige Gefäßschlinge (Darmvene) in Zusammenhang.

Fig. 8—11. Schematische Längsschnitte durch Gefäße. Vier Stadien der histologischen Differenzierung ihrer Wand (= hämale Cölomwand).

Fig. 12, 13, 14, 15, 17. Querschnitte durch verschiedene Formen von Septal- und Mesenterialgefäßen.

Fig. 16. Querschnitt durch ein unvollständig vom Darm gesondertes Rückengefäß mit nematoiden Gefäßmuskelzellen.

Tafel III.

Annelida und Arthropoda.

Fig. 18—20. Querschnitte. Drei Stadien der ontogenetischen Entwickelung der Mesodermblasen (Gonocölsäcke), der Mesenterien und der medianen Hauptgefäße der Anneliden. Einheitliche Anlage der letzteren.

Fig. 21—25. Querschnitte des Rückens. Bildung des Rückengefäßes aus zwei getrennten Anlagen bei Lumbriciden. Eiweiß im Darmlumen.

Fig. 26. Schema des Herzkörpers von polychäten Anneliden. Längsschnitt.

Fig. 27. Schema einer Klappe im Rückengefäß von oligochäten Anneliden. Längsschnitt.

Fig. 28 u. 29. Querschnitte des Rückens. Schemata der ontogenetischen Bildung des Herzens der Arthropoden aus zwei getrennten Anlagen (den beiden Kardioblastenreihen). Vorübergehende Bildung eines mediodorsalen Darmblutsinus.

Tafel IV.

Arthropoda und Mollusca.

Fig. 30. Einmündung der Darmvenen (innere Septalgefäße) in das Rückengefäß (Herz) der Stammformen der Branchiaten und Tracheaten. Horizontalschnitt.

Fig. 31. Schwund der Darmvenen durch vollständige Dialyse ihrer (cölothelialen) Wand; Entstehung der venösen Ostien am Rückengefäß (Herzen) der Arthropoden. Horizontalschnitt.

Fig. 32. Querschnitt. Schema des ursprünglichen Verhaltens des eigenwandigen Hämocöls der Mollusken. 2 paarige perikardiale Cölomblasen, die über und unter dem Darmblutsinus (dem vom Darm durchbohrten Herzen) je ein Mesenterium bilden. Die Vorhöfe Reste von Septalsinussen. Angedeutet sind auch Schale, Mantelfalte, Kiemen, Nieren, Pedalstränge und Fuß.

Fig. 33—42. Verschiedene Herzformen bei Mollusken und ihre supponierte Entstehung. Schematische Querschnitte. Die Beziehungen des Perikards zu der Niere sind nicht berücksichtigt.

Fig. 33 schließt an Fig. 32 an. Die Mesenterien sind verschwunden. Herz der meisten Lamellibranchier und der Rhipidoglossa.

Fig. 34, 35, 36. Drei Stadien der Ausbildung der supraintestinalen Lage des Herzens und Perikards. Herz von Anomia, Nucula und der Cephalopoden.

Fig. 37 u. 38. Zwei Stadien der Ausbildung der infraintestinalen Lage des Herzens und Perikards. Herz von Malletia, Ostrea, Meleagrina.

Fig. 39 u. 40. Zwei Stadien der Ausbildung des paarigen (lateralen) Herzens und Perikards. Herz von Arca noae.

Fig. 41. Schema des Herzens der Chitoniden.

Fig. 42. Schema des Herzens der Solenogastres.

Tafel V.

Mollusca. Tunicata. Enteropneusta. Vertebrata.

Fig. 43—45. Schematische Horizontalschnitte durch Herz, Vorhöfe, Perikard und Hauptgefäßstämme von Mollusken.

Fig. 43. Bildung der inneren Schicht der Herzwand durch Delamination der medialen Cölothelwand der Perikardialblasen.

Fig. 44. Hinauswuchern dieser Schicht in die Hauptgefäße.

Fig. 45. Hinauswuchern derselben in weitere Gefäße. In Fig. 44 ist diese innere Schicht nur im Herzen, in Fig. 45 auch in den Hauptarterien zu einer Muscularis differenziert, während sie in Fig. 45 in den weiteren Gefäßzweigen ein nicht kontraktiles Pseudoendothel darstellt.

Fig. 46. Stadium der Entwickelung des Ascidienherzens nach Willey.

Fig. 47—49. Verschiedene Herzformen erwachsener Tunicaten.

Fig. 50. Herz der Enteropneusten. Schematischer Querschnitt durch die Eichelbasis.

Fig. 51—53. Drei Stadien der Herzentwickelung des Frosches. Querschnitte. Einheitliche Herzanlage. Nach Morgan. Die in Fig. 51 zerstreut in der Herzanlage (medioventraler Darmblutsinus) liegenden Mesenchymzellen haben sich auf dem Stadium der Fig. 52 zum Endothelbläschen aneinander gereiht.

Tafel VI.

Vertebrata.

Fig. 54 u. 55. Schema der Bildung des Endothelbläschens in der einheitlichen Herzanlage durch Ausbuchtung des Entoderms.

Fig. 56—59. Vier Stadien der Herzentwickelung aus paarigen getrennten Anlagen bei Amnioten. Schematische Querschnitte durch die Embryonalanlage in der vordersten Rumpfregion.

Berichtigung einiger Druckfehler.

p. 105,	Zeile	17	von	unten	lies	1898	statt	1893.
p. 127,	„	4	„	„	„	Anat.	„	Zool.
p. 135,	„	9	„	oben	„	1896	„	1876.
p. 177,	„	10	„	unten	„	„ernährendes“	statt	„erährendes“.

Inhaltsverzeichnis.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 2491

Koken, Ernst, Professor der Geologie und Palaeontologie in Tübingen, **Palaeontologie und Descendenzlehre.** Vortrag gehalten in der allg. Sitzung der naturw. Hauptgruppe der Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in Hamburg am 26. Sept. 1901. Mit 6 Figuren im Text. 1902. Preis: 1 Mark.

Korschelt, E., Prof. in Marburg und **Heider,** K., Prof. in Innsbruck, **Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere.** Allgemeiner Teil. Erste Lieferung. **Erste und zweite Auflage.** Mit 318 Textabbildungen. 1902. Preis: 14 Mark.

Inhalt: Erster Abschnitt. Experimentelle Entwickelungsgeschichte. 1. Kapitel. Der Anteil äusserer Einwirkungen auf die Entwickelung. 2. Kapitel. Das Determinationsproblem. 3. Kapitel. Ermittelungen der im Innern wirkenden Entwickelungsfaktoren. Zweiter Abschnitt: Die Geschlechtszellen, ihre Entstehung, Reifung und Vereinigung. 4. Kapitel. Ei und Eibildung. 5. Kapitel. Sperma und Spermatogenese.

—— **Zweite Lieferung.** Mit 87 Textabbildungen. 1903. Preis: 5 Mark 50 Pf.

Inhalt: 6. Kapitel. Eireifung, Samenreifung und Befruchtung. Anhang. Theorien der Vererbung.

Leydig, Dr. Franz, emerit. Prof., **Horae Zoologicae.** Zur vaterländischen Naturkunde. Ergänzende sachliche und geschichtliche Bemerkungen. 1902. Preis: 6 Mark.

Aus dem Inhalt: **Abschnitt I.** Landschaft. — Vegetation. Tauberhöhe, Taubergrund, Mainthal, Saalethal etc. (S. 1—61). **Abschnitt II.** Tiere. — Vorkommen, Bau und Leben. Sporozoen, Flagellaten bis Vögel, Säugetiere (S. 62—208). Beilagen: Zur Veränderung des Einzelwesens. Zur Veränderung der Fauna. Rückgang der Tierbevölkerung. Zur Abstammungslehre (S. 209—222). **Abschnitt III.** Geschichtliches. Linné, Rothenburg o. T., Windsheim etc. (S. 223—273). — Verzeichnis der litterarischen Veröffentlichungen des Verfassers.

von Lenhossék, Dr. M., o. Prof. der Anatomie in Budapest, **Das Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen.** 1902. Preis: 2 Mark.

Linck, Dr. G., o. ö. Professor für Mineralogie und Geologie an der Universität Jena, **Tabellen zur Gesteinskunde** für Geologen, Mineralogen, Bergleute, Chemiker, Landwirte und Techniker. Mit 3 Tafeln. 1902. Preis: 2 Mark.

Mach, Dr. E., em. Professor an der Universität Wien, **Die Analyse der Empfindungen** und das Verhältnis des Physischen zum Psychischen. Mit 36 Abbildungen. **Vierte vermehrte Auflage.** 1903. Preis: brosch. 5 Mark, geb. 6 Mark.

Neues Wiener Abendblatt Nr. 269 vom 1. Oktober 1900:

. . . Die mit immer grösserer Kraft auftretende Einsicht, dass alles Wissen solidarisch ist und einen Kosmos bildet, wie die Natur selbst, trägt den Blütenstaub der Erkenntnis von Garten zu Garten. Die Früchte der Annäherung sind auch schon in grosser Zahl vorhanden, und eine ihrer markantesten und schönsten ist ohne Zweifel das vor kurzer Zeit in dem Jeneuser Verlag von G. Fischer erschienene Buch: „Die Analyse der Empfindungen" von Ernst Mach.

Rosa, Daniel, Prof. d. Zoologie u. vergleichenden Anatomie a. d. k. Universität Modena, **Die Progressive Reduktion der Variabilität und ihre Beziehungen zum Aussterben und zur Entstehung der Arten.** Im Einverständnis mit dem Verfasser aus dem Italienischen übersetzt von Prof. Dr. Heinrich Bosshard, Zürich. 1902. Preis: 2 Mark 50 Pf.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 2491

Jenaische Zeitschrift
für
NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben
von der
medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft
zu Jena.

Achtunddreissigster Band.

Neue Folge, Einunddreissigster Band.

Zweites Heft.

Mit 6 Tafeln und 10 Figuren im Text.

Inhalt.

Preis: 11 Mark.

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1903.

Zusendungen an die Redaktion erbittet man durch die Verlagsbuchhandlung.
Ausgegeben am 20. Oktober 1903.

Ueber den Genitalapparat einiger Nager und Insektivoren, insbesondere die akzessorischen Genitaldrüsen derselben.

Von

Dr. **Max Rauther** in Tübingen.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Jena.)

Hierzu Tafel VII—IX und 10 Figuren im Text.

Die Anregung zu den vorliegenden, im zoologischen Laboratorium der Universität Jena angestellten Untersuchungen verdanke ich Herrn Professor Dr. H. E. Ziegler, der die Güte hatte, mich bei der gelegentlichen Zergliederung eines männlichen Igels auf die Unklarheiten und Schwierigkeiten aufmerksam zu machen, welche bezüglich der Homologisierung der drüsigen Anhänge des Urogenitalkanals bei verschiedenen Säugerordnungen bestehen. Da Herr Prof. Ziegler eine neuerliche Bearbeitung dieses Themas, mit besonderer Berücksichtigung der Nager und Insektivoren, für wünschenswert hielt, so widmete ich mich gern dieser Aufgabe. Ich glaubte anfangs, das Hauptgewicht auf eine genaue Untersuchung der Histologie der akzessorischen Genitaldrüsen legen zu müssen, fand jedoch in der neueren Literatur so zahlreiche Vorarbeiten, daß ich nicht hoffen darf, in diesem Punkte viel nennenswert Neues zu Tage gefördert zu haben. Unerwarteterweise führte dagegen schon die Vergleichung der gröberen anatomischen Befunde zu einigen neuen Gesichtspunkten bezüglich der Homologieverhältnisse. Am meisten Aussicht schien es zu bieten, die Entwickelungsgeschichte des männlichen Genitalapparates und seiner Anhangsdrüsen vergleichend zu verfolgen; die Umständlichkeit dieser, leider erst nachträglich schärfer ins Auge gefaßten, Untersuchungen und die relative Schwierigkeit der Materialbeschaffung erlaubten mir jedoch nicht, meine diesbezüglichen Angaben so vollständig zu machen, wie ich gewünscht hätte. Bei den Insektenfressern mußten die entwickelungsgeschichtlichen Verhältnisse leider ganz unberücksichtigt bleiben. Wenngleich also meine Untersuchungen keineswegs als vollständig und abgeschlossen zu be-

trachten sind, so darf ich vielleicht doch hoffen, daß diese Arbeit durch die Aufklärung einiger anatomischer Irrtümer die Kenntnis des männlichen Genitalapparates ein wenig zu bereichern im stande sein wird.

Ich ließ es mir angelegen sein, von dem Genitalapparat der untersuchten Species auch eigene, möglichst genaue makroskopische Abbildungen zu geben, obgleich, oder gerade weil fast nur die gebräuchlichsten Laboratoriumstiere berücksichtigt wurden. Es zeigte sich nämlich, daß die gebräuchlichsten neueren Lehr- und Handbücher mit solchen Uebersichtsbildern meist sehr kärglich ausgestattet sind (vgl. auch die Anmerkung p. 445), während die in einigen älteren Werken enthaltenen guten Bilder meist der Vergessenheit anheimgefallen sind.

Von ausführlichen historischen Angaben glaube ich hier absehen zu dürfen. Die wichtigsten Vorarbeiten finden sich am Anfang der entsprechenden Abschnitte nach Bedarf berücksichtigt.

Material. Meine Arbeit bezieht sich nur auf folgende Tiere:

A. Rodentia, Nagetiere[2]).
- 1) Mus musculus L., Hausmaus;
- 2) Cavia cobaya SCHREB., Meerschweinchen;
- 3) Lepus cuniculus L., Kaninchen.

B. Insectivora, Insektenfresser.
- 4) Erinaceus europaeus L., Igel;
- 5) Talpa europaea L., Maulwurf.

Methode. Bezüglich der Verarbeitung des Materials habe ich zu erwähnen, daß ich mich bei der Untersuchung des Verlaufes und der Ausmündungsstellen der Drüsenausführgänge etc. meist nicht mit der makroskopischen Präparation begnügte[1]), sondern das zwar recht umständliche und zeitraubende, dafür aber auch sehr sichere Verfahren vorzog, komplizierte Stellen, wie die sogen. Pars prostatica urethrae, in Schnittserien zu zerlegen. Auf diese Weise gelang es mir, die Angaben über Zahl und Lage der Ausführgänge gewisser Drüsen in manchen Punkten zu vervollständigen oder zu berichtigen, wie denn auch schon OUDEMANS (1892) dasselbe Verfahren mit Erfolg zur Untersuchung des Urogenitalkanals von Erinaceus angewendet hatte. — Die Schnitte wurden meist mit DELAFIELDschem Hämatoxylin und Orange G oder nach der VAN GIESON-Methode gefärbt. In einigen Fällen kam die HEIDENHAINsche Eisenalaun-Hämatoxylinfärbung zur Anwendung.

---

1) Die makroskopische Präparation wurde teils an frischen, teils an in Formol gehärteten Objekten vorgenommen.

2) Ueber Sciurus s. im Anhang.

Nomenklatur. Kaum einer der Autoren, die über den vorliegenden Gegenstand geschrieben haben, hat es unterlassen, sich über die bezüglich der Benennung der verschiedenen Anhangsgebilde des Urogenitalkanals herrschende Verwirrung zu beklagen. Schon Cuvier (1846, p. 157) äußert sich darüber: „Rien de plus embrouillé que l'histoire de ces vésicules, des prostates et des glandes de Cowper, dans les descriptions partielles que les zootomistes en ont publiées. Les uns appellent prostates ce que les autres nomment vésicules séminales, ou d'autres glandes de Cowper, et vice versa.“ Zur Besserung dieser Zustände macht Cuvier folgenden Vorschlag: „Nous appellerons vésicules séminales tout organe analogue, par sa structure vésiculeuse, par sa position et par ses rapports avec les déférents, à ceux qui portent ce nom chez l'homme“ (ebendort p. 158). Der Name Samenblasen, Vesiculae seminales, für die am Endstück des Samenleiters vieler Säuger befindlichen, gemeinsam mit ihm (im sogen. Ductus ejaculatorius) ausmündenden, sack- oder schlauchförmigen drüsigen Gebilde wurde aber als lästig empfunden, sobald man erkannt hatte, daß diese Organe nicht zur Ansammlung von Sperma dienen, sondern Behälter eines eigenen Sekretes sind. Auch Leydig (1850) betont die Unrichtigkeit des alten Namens, gibt ihnen aber keinen neuen; die richtige Benennung hatte allerdings auch ihre Schwierigkeiten, solange man die morphologische und physiologische Bedeutung dieser Organe nur unvollkommen kannte. Oudemans (1892) bezeichnet sie als Glandulae vesiculares; gegen diesen Namen läßt sich zwar vom physiologischen Standpunkte nichts einwenden; dagegen bringt er den morphologischen Charakter des Organs nicht gut zum Ausdruck. Die Anregung Cuviers ist insofern von besonders hohem Wert, als sie die konstanten Beziehungen dieses Organs zum Samenleiter in den Vordergrund stellt. Denn erstens münden die von Cuvier als Samenblasen bezeichneten Organe bei allen Säugern stets in den Endabschnitt der Samenleiter; wir werden dies Verhalten für die Nager, bezüglich welcher Oudemans und Disselhorst das Gegenteil behaupten, noch ausführlich nachzuweisen haben. Zweitens nimmt dies Organ entwickelungsgeschichtlich stets seinen Ursprung vom Samenleiter. Ich halte es darum für wohl gerechtfertigt, dasselbe als Samenleiterblase, Vesicula vasis deferentis (ausführlicher etwa: Vesicula glandulosa vasis deferentis) zu bezeichnen. Dieser von rein morphologischen Gesichtspunkten aus

gewählte Name läßt den speziellen physiologischen Charakter des Organs unangetastet.

Was die Einteilung der akzessorischen Genitaldrüsen betrifft, so gibt uns hier wohl die Entwickelungsgeschichte, in Verbindung mit der vergleichend-anatomischen Betrachtung, ein natürliches Prinzip zur systematischen Anordnung. Ich unterscheide danach unter den von mir behandelten Drüsen drei größere Gruppen:

I. Drüsen, die vom Samenleiter ihren Ursprung nehmen:

a) einer ampullenartigen Erweiterung des Vas deferens aufsitzend oder in dieselbe eingelagert; ich nenne diese Drüsen — um Verwechselungen mit der „Vesicula vasis deferentis" (s. u.) zu verhüten — Ampullendrüsen, Glandulae ampullarum (= Gl. ductuum deferentium JOH. MÜLLER, Gl. vasis deferentis OUDEMANS);

b) sack- oder schlauchförmige Organe mit drüsiger Wandung, gemeinsam mit dem Vas deferens im Ductus ejaculatorius ausmündend: Samenleiterblase, Vesicula vasis deferentis (= Vesicula seminalis der älteren Autoren, Gl. vesicularis OUDEMANS).

II. Drüsen, die vom Urogenitalkanal ihren Ursprung nehmen:

a) spezifische Drüse, im allgemeinen nur dem männlichen Geschlecht zukommend; mit glatter Muskelhülle resp. von glatter Muskulatur reich durchzogen: Prostata, Glandulae prostaticae; sie mündet in der Nähe des Colliculus seminalis und der Mündungen der männlichen Samenwege in den Urogenitalkanal;

b) Drüsen des Urogenitalkanals, vielleicht nur in sekundärer Beziehung zu den Geschlechtsfunktionen stehend; meist beiden Geschlechtern zukommend: Harnröhrendrüsen, Gl. urethrales. Sie lassen sich unterscheiden in

1) zerstreute Urethraldrüsen; in Gestalt einzelner Tubuli; ausnahmsweise auch geschlossener Drüsenmassen den Canalis urogenitalis in mehr oder weniger weiter Ausdehnung umgebend, aber stets „innerhalb des Musculus urethralis gelegen" (OUDEMANS);

2) morphologisch individualisierte Massen von Urethraldrüsen, meist in nur einem Paar, bisweilen in mehreren (Marsupialier: 3) Paaren vorhanden, mit meist nur je einem (bei Lepus mehreren) Ausführungsgängen in die Pars bulbosa urethrae ausmündend: Glandula Cowperi s. bulbourethralis. Hierzu gehören auch die 3 oberen Blindschläuche bei Lepus: „Glandulae urethrales paraprostaticae" (oder obere COWPERsche Drüsen [STIL-

LING]). Die COWPERschen Drüsen zeichnen sich durch eine selbständige Hülle von quergestreifter Muskulatur aus.

III. Drüsen der äußeren Geschlechtswerkzeuge und der Inguinalregion; sie nehmen ihren Ursprung von der Epidermis.

a) Aus Talgdrüsen hervorgegangene (acinöse) Drüsen:

1) Präputialdrüsen, Glandulae praeputiales, auf der Oberfläche des Praeputiums ausmündend;

2) sogenannter „weißer Teil" der Inguinaldrüse (Lepus), auf der Haut in der Inguinalfalte ausmündend: Gl. inguinalis sebacea.

b) Drüsen von tubulösem Typus (modifizierte Schweißdrüsen); liefern meist stark riechende Sekrete („glandes à parfum"); ebenfalls auf der Haut der Inguinalfalte mündend: Brauner Teil der Inguinaldrüse (Lepus), Gl. inguinalis tubulosa.

Wie die Präputialdrüsen und Inguinaldrüsen, so gehen auch die Analdrüsen aus Oberhautgebilden hervor; sie münden in mehr oder minder naher Nachbarschaft des Afters auf die Hautoberfläche. Ihrem Bau nach (bald tubulös [Lepus], bald acinös oder gemischt [Talpa]) lassen sie sich teils auf Schweiß-, teils auf Talgdrüsen zurückführen.

Uterus masculinus und Vagina masculina. Bei der Behandlung der männlichen akzessorischen Genitaldrüsen läßt es sich kaum umgehen, auf gewisse rudimentäre, der weiblichen Scheide resp. dem Uterus ihrer Anlage nach homologe Gebilde einzugehen, darum, weil dieselben nach der Ansicht mancher Autoren an der Bildung gewisser drüsiger Anhänge des männlichen Genitalapparates mehr oder minder weitgehend beteiligt sein sollen. LEUCKART (p. 244) gab 1847, um die homologe Zusammensetzung der männlichen und weiblichen Geschlechtswege und deren divergente Ausbildung zu veranschaulichen, das umstehende Schema (Textfig. 1 u. 2). Wir sehen beim weiblichen Geschlecht Vagina (*v*) und Urethra (*ur*) sich zu einem sehr kurzen Sinus urogenitalis (*c.ug*) vereinigen; die WOLFFschen Gänge inserieren als rudimentäre Gebilde (GARTNERsche Kanäle) an der Vagina. Beim männlichen Geschlecht finden wir einen bei weitem längeren Canalis urogenitalis (*c.ug*), dagegen verkümmernde MÜLLERsche Gänge (*m.g*), deren Reste später das Rudiment eines sogen. Uterus masculinus, die Vesicula prostatica, bilden. Ein eigentlicher Canalis genitalis, wie ihn die Vagina beim weiblichen Geschlecht darstellt, besteht nach LEUCKARTS Ansicht beim Männchen ebenfalls, nur in rudi-

mentärer Form. Da zur Zeit, als LEUCKARTS Abhandlung erschien, die Ansicht RATHKES und BISCHOFFS, daß die Scheide sich aus dem Sinus urogenitalis entwickele, allgemeine Geltung hatte, so ist es leicht verständlich, daß LEUCKART einen Teil des Canalis urogenitalis, welcher, gesondert von der Urethra s. str. die Mündungen der Samenleiter in sich aufnimmt, unbedenklich für einen der weiblichen Scheide homologen Abschnitt erklären konnte. Diese Interpretation der betreffenden Gebilde hat sich noch er-

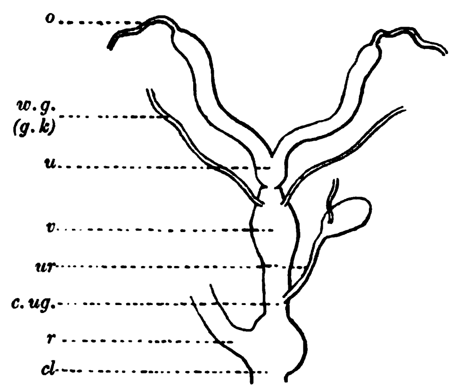


Fig. 1.

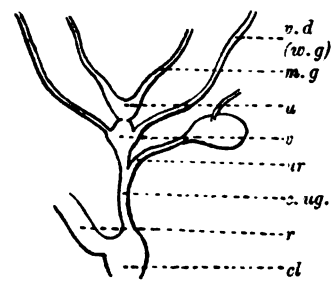


Fig. 2.

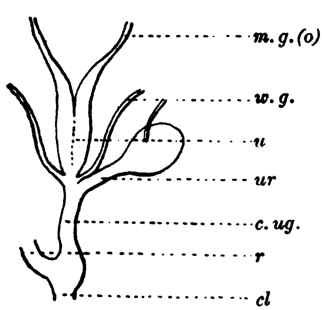


Fig. 3.

Fig. 1—3. Schemata des Genitalapparates (Fig. 1 u. 2 nach LEUCKART). Fig. 1 weiblich, Fig. 2 männlich, Fig. 3 indifferent. *cl* Kloake, *c.ug* Canalis urogenitalis, *g.k* GARTNERscher Kanal, *m.g.* MÜLLERscher Gang, *o* Ovidukt, *r* Rectum, *u* Uterus, *ur* Urethra mit Harnblase, *v* Vagina, *v.d.* Vas deferens, *w.g* WOLFFscher Gang.

halten, nachdem sich die Ansicht, daß die weibliche Scheide aus dem verschmolzenen Teil der MÜLLERschen Gänge hervorgehe, schon lange Bahn gebrochen hatte. Ich habe die Bezeichnungen Uterus masculinus oder Vagina masculina nur in den Fällen gebraucht, wo ich einen genetischen Zusammenhang des betreffenden Organs mit den MÜLLERschen Gängen für sicher erwiesen hielt. Die Textfigur 3 soll schematisch veranschaulichen, wie sich auf

einem indifferenten Stadium das Verhältnis der MÜLLERschen und WOLFFschen Gänge zum Uterus, zur Vagina und zum Canalis urogenitalis darstellt.

Mus musculus, Hausmaus.

Der Urogenitalapparat der Ratten und Mäuse zeichnet sich durch eine große Mannigfaltigkeit drüsiger Anhänge aus. Dieselben sind zwar schon sehr oft Gegenstand anatomischer, entwickelungsgeschichtlicher und physiologischer Untersuchungen gewesen. Doch bestehen nicht nur im rein Tatsächlichen, sondern auch in der theoretischen Deutung verschiedener Teile gewisse Unklarheiten, so daß ich glaube, die nachfolgenden Bemerkungen werden, selbst wenn sie nur das sicher Bekannte aus dem Zweifelhaften kritisch sondern, nicht ganz überflüssig sein. — Meine eigenen Beobachtungen beziehen sich auf weiße Mäuse (Mus musculus, var. albus). Der akzessorische Drüsenapparat der Genitalorgane stimmt bei ihnen in allen wesentlichen Punkten mit dem der übrigen Vertreter der Gattung Mus überein. Er ist gekennzeichnet durch die starke Ausbildung der „palmförmig" auswärts gebogenen Samenleiterblasen (Fig. 1 *v.v.d*). Die Anwesenheit freiliegender Drüsenschläuche an der Ampulle des Samenleiters (*gl.amp*) teilen die Muriden nur mit Cricetus. Ferner findet sich eine ansehnliche, in mehrere Portionen zerfallende Vorsteherdrüse (*gl.prost*), stark entwickelte Urethral- und COWPERsche Drüsen (*gl.cowp*), endlich große Vorhautdrüsen (*gl.praep*) und Analdrüsen.

Zur Morphologie des Colliculus seminalis und über die sog. Vagina masculina. Ich stelle diese Punkte an die Spitze, weil sie Gelegenheit bieten, die topographischen und entwickelungsgeschichtlichen Beziehungen der akzessorischen Drüsen zum Canalis urogenitalis und möglicherweise zu den MÜLLERschen Gängen im Zusammenhange zu erörtern. — Schneiden wir die sog. Pars prostatica urethrae der Länge nach auf, so finden wir an der dorsalen Wand derselben eine kurze mediane Längserhebung (Textfig. 4 u. 5 *c.s*), die sich nach oben stark verbreitert und mit zwei sich entgegenstreckenden Falten (*f*) der gegenüberliegenden ventralen Harnröhrenwand verwächst. Dadurch wird das Lumen des Canalis urogenitalis (*c.ug*) in drei Räume geteilt (Textfig. 4 u. 5 Schnitt *G* u. *F*). Von diesen ist

der vorderste, mediane, die Urethra s. str. (*u*); die beiden lateralen (*u'*) endigen nach kurzem Verlaufe aufwärts blind. Die mediane, den Colliculus seminalis bildende Falte (*c.s*) trägt zwei seitliche Oeffnungen, die Mündungen der Ductus ejaculatorii (*d*). Kurz oberhalb ihrer Ausmündungsstelle teilen die letzteren sich in das Vas deferens (*v.d*) und den Ausführgang der Samenleiterblase (*v.v.d*).

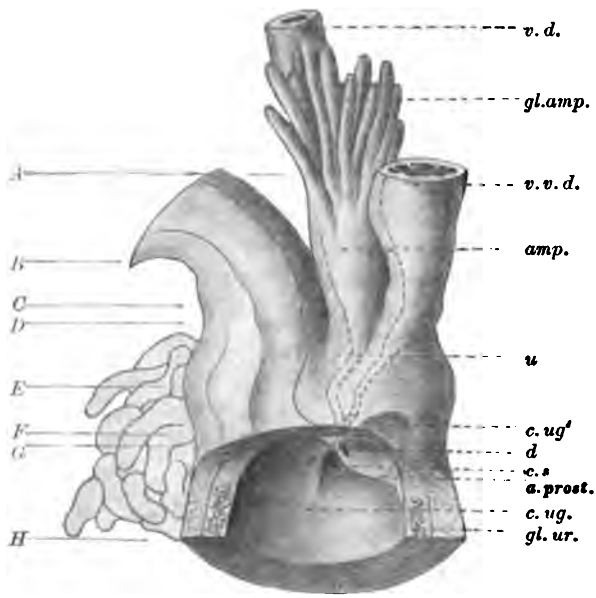


Fig. 4. Mus musculus. Proximales Ende des Urogenitalkanals; zur Demonstration der Ausmündungsweise des Samenleiters und seiner drüsigen Adnexa. Rekonstruktion nach den Schnitten Fig. 5 *A—G*. Die horizontalen Striche (links) geben die Höhe der letzteren an. Die linke Seitenwand der Urethra, bis zur Verwachsungsstelle des Colliculus seminalis mit der gegenüber liegenden Falte der ventralen Harnröhrenwand, ist entfernt gedacht. Von der Prostata sind nur einige Tubuli des rechten vorderen Bündels der Orientierung halber eingezeichnet. *amp.* Ampulle, *a.prost.* Ausführgänge der Prostata, *c.s.* Colliculus seminalis, *c.ug.* Canalis urogenitalis, *c.ug'* blinde Divertikel desselben, *d* Ductus ejaculatorius, *gl.amp.* Ampullendrüsen, *gl.prost.* Prostata, *gl.ur.* Urethraldrüsen, *m.ur.* Musculus urethralis, *u* Urethra, *v.d.* Vas deferens, *v.v.d.* Samenleiterblase, *v.ur.* Harnblase.

Die enge topographische Beziehung dieses letzteren Organs zum Samenleiter, die den von mir vorgeschlagenen Namen rechtfertigt, kommt in dieser Vereinigung zu einem gemeinsamen Ductus ejaculatorius unzweifelhaft zum Ausdruck, was ich Oudemans (1892) und Disselhorst (1897) gegenüber ausdrücklich betonen muß. Ein Canalis genitalis, d. h. ein von der Harnröhre getrennter, nur der Ausführung der Geschlechtsstoffe (und der ihnen möglicher-

weise bereits beigemischten Drüsensekrete) dienender Kanal besteht also bei Mus nicht. Die Ductus ejaculatorii vereinigen sich direkt mit der Urethra zur Bildung eines Canalis urogenitalis.

Bemerkenswert ist die Deutung, die LEUCKART (1847, p. 259 ff.) den dargelegten Befunden gibt. Danach sind nicht nur die beiden neben dem Colliculus seminalis befindlichen blinden Aussackungen der Urethra, sondern auch noch der darunter folgende erweiterte Teil des Urogenitalkanals als Vagina masculina zu betrachten. Wie schon oben bemerkt wurde, haben sich die Kriterien für das Vorhandensein einer Vagina masculina seit LEUCKARTS Abhandlung über diesen Gegenstand derart geändert, daß wir als solche nur Produkte der MÜLLERschen Gänge gelten lassen können. Die beiden seitlichen Taschen können wir uns am einfachsten dadurch entstanden denken, daß der Colliculus seminalis bei seiner ungewöhnlichen Höhenentwickelung mit der vorderen (ventralen) Wand der Urethra an zwei Stellen (Textfig. 4 u. 5 G *f*) verwuchs und dadurch von dieser die beiden blinden Divertikel (*u'*) abtrennte. Ein entwickelungsgeschichtlicher Zusammenhang zwischen diesen beiden Divertikeln und den MÜLLERschen Gängen besteht nicht. Rudimente der letzteren finden sich beim erwachsenen Männchen nicht mehr erhalten, sie schwinden im Verlaufe der Embryonalentwickelung.

STUZMANN (1898, p. 33) fand bei 3—4 cm langen Embryonen von Mus decumanus ein unpaares ovales Gebilde „im Grunde des Sinus prostaticus als dessen Fortsetzung“. Dieses entspricht nach Lage und Gestalt vollkommen dem sogen. Uterus masculinus, wie er sich bei verwandten Species (Myoxus, LEUCKART, l. c. p. 260) auch noch beim ausgewachsenen Tier vorfindet. — Das Lumen des Uterus masculinus fand STUZMANN kranialwärts plötzlich sich teilend und in kleine Gänge zerfallend, „die allerdings sehr verschwommen, obliteriert und nur andeutungsweise noch anzutreffen sind“. Die Figuren STUZMANNS (10—13) zeigen auch nichts hiervon, sondern nur das Auslaufen des Uterus masculinus in einen einzigen dünnen soliden Zellstrang.

Bei einem neugeborenen Männchen von Mus musculus finde ich die Samenleiter sehr hoch ausmündend, fast an der Stelle, wo die Urethra sich zur Harnblase erweitert. Ihre Oeffnungen liegen auf einer noch ziemlich flachen Erhebung der dorsalen Harnröhrenwand. Von der Abschnürung der beiden seitlichen Taschen ist hier noch keine Andeutung vorhanden. Dagegen wird auf den Schnitten zwischen den distalen Enden der Vasa deferentia ein

A

B

C

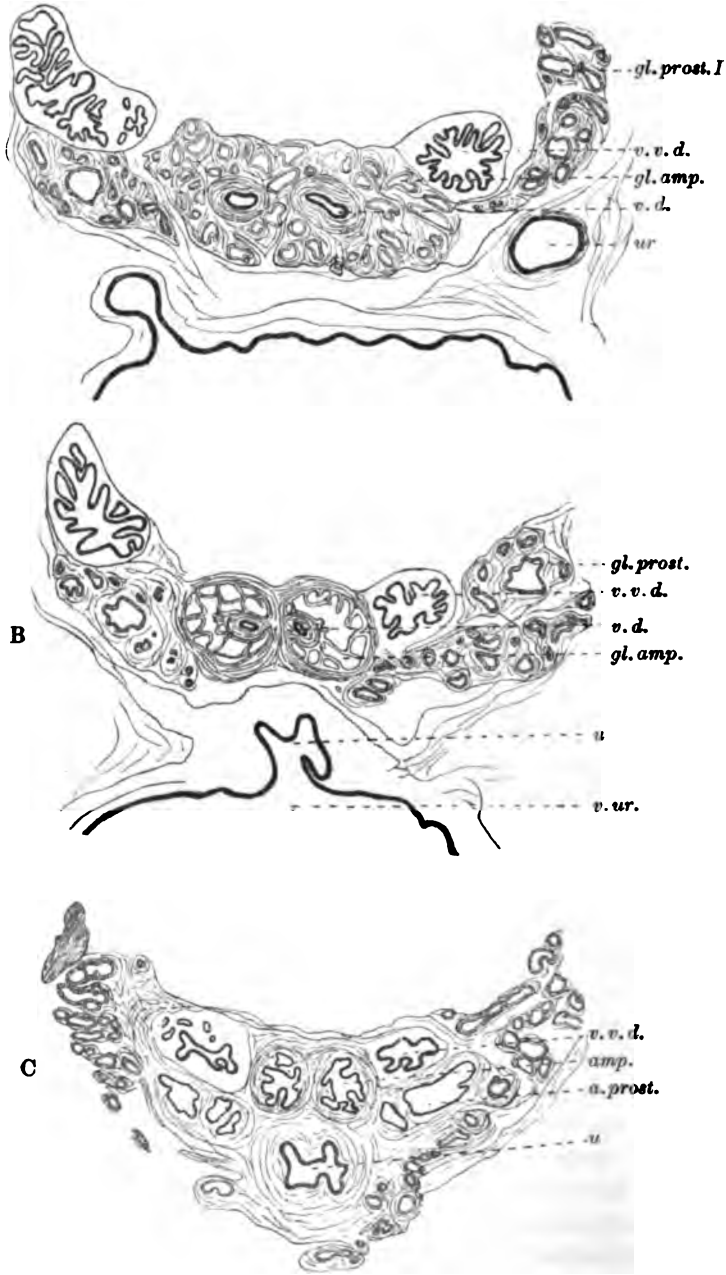


Fig. 5 A—C. Mus musculus ♂. Schematisierte Querschnitte durch den Urogenitaltractus in der Höhe der Samenleiterampulle. Bezeichnungen wie in Fig. 4. A zeigt den Samenleiter von den verästelten distalen Enden der Ampullendrüsen umringt; diese schließen sich in B zur „Ampulle" zusammen; auf C erscheint der Samenleiter, beträchtlich erweitert, unterhalb der Einmündungsstelle der Gl. amp. *ur* Ureter.

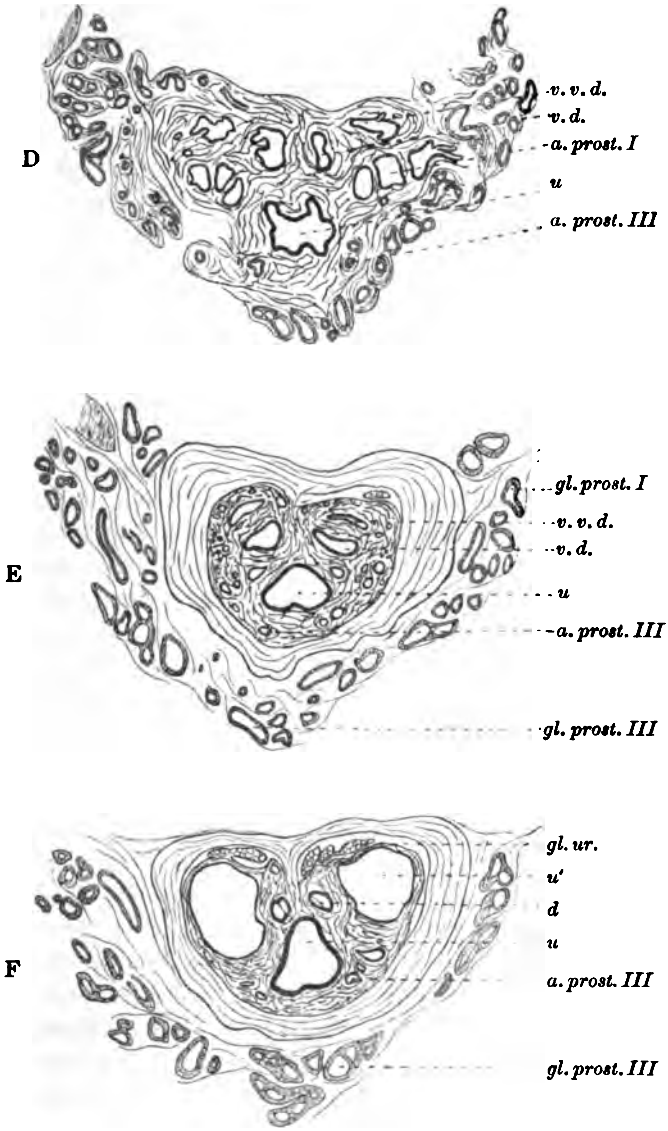


Fig. 5 D—F. Mus musculus, Querschnitte durch die Pars prostatica urethrae. D. Unter den Ausführgängen der Prostata fallen jederseits 3 durch besonderen Umfang auf; sie gehören der Prostata I an. E und F enthalten die Einmündung der Prostata in die Urethra und die Vereinigung der Samenleiterblase (*v. v. d*) mit dem Samenleiter (*v. d*) zum Ductus ejaculatorius (*d*). Auf F erscheinen die obersten Ausläufer der Gl. urethrales; die blinden Divertikel (*u'*) der Urethra (*u*) erscheinen quer durchschnitten.

kleines spaltförmiges Bläschen sichtbar, das, wie mir scheint, sowohl nach oben wie nach unten in je zwei kurze Zipfel ausläuft. Es ist der letzte Rest der MÜLLERschen Gänge und entspricht dem Uterus masculinus, welchen STUZMANN beschrieb.

Drüsige Anhänge des Samenleiters.

a) Vesiculae vasorum deferentium, Samenleiterblasen („Vesiculae seminales" autorum, Glandulae vesiculares OUDEMANS). Die Samenleiterblasen der Maus (Fig. 1 u. 9 *v.v.d*) stellen zwei langgestreckte Säcke dar, deren oberes Ende „palmenförmig" nach außen umgekrümmt ist. Ihre Wand zeigt auf der nach außen gewendeten Seite zahlreiche rundliche Ausbuchtungen. Sie münden in den Endabschnitt des Samenleiters.

LEYDIG (1850) gab eine schöne Abbildung der Blase (l. c. Taf. II, Fig. 17), deren drüsige Natur er betonte. Er fand in derselben eine krümlige Masse mit einzelnen Zellen von ähnlichem Aussehen wie die Masse selber, so daß er letztere als aus solchen zerfallenen Zellen hervorgegangen betrachtete. Nie fanden sich im Inhalt der Samenleiterblase Spermatozoen. OUDEMANS (1892) ersetzte aus diesem Grunde den alten Namen „Vesiculae seminales" durch den in jeder Beziehung indifferenten „Glandulae vesiculares". Nach OUDEMANS' Ansicht münden bei keinem Nager die Glandulae vesiculares in das Vas deferens; er hält sie infolgedessen für eine von letzterem ganz unabhängige, etwa von den Urethraldrüsen herzuleitende Bildung, die ihre nahe Lagebeziehung zum Vas deferens erst sekundär erworben hat. DISSELHORST (1897) und STUZMANN (1898) bestätigen zwar, daß die Glandulae vesiculares bei Mus decumanus getrennt vom Vas deferens ausmünden; für Mus musculus trifft dies nach meinen Befunden aber entschieden nicht zu, hier findet eine Vereinigung beider zu einem, wenn auch kurzen, so doch deutlich zu konstatierenden Ductus ejaculatorius statt. Die Abbildungen von Querschnitten, auf die STUZMANN zur Erläuterung seines Befundes verweist, stellen übrigens gar nicht die getrennten Einmündungsstellen dar. Außerdem stellte STUZMANN an Embryonen von Mus decumanus fest, daß die Samenleiterblasen tatsächlich ihren Ursprung vom Epithel des Samenleiters durch Ausstülpung nehmen. Ich darf mich also wohl für berechtigt halten, diesem Organ den Namen Samenleiterblase beizulegen, da derselbe seine topographischen und entwickelungsgeschichtlichen Beziehungen zum Samenleiter, die, wie

mir scheint, zur Charakteristik des Organs in erster Linie von Wichtigkeit sind, zum Ausdruck bringt.

Bezüglich der Funktion der Vesiculae vasorum deferentium haben die Versuche von STEINACH (1894) an Ratten ergeben, daß die Beimengung ihres Sekretes zum Samen für das Zustandekommen der Befruchtung von größter Wichtigkeit ist. Ihre Exstirpation beeinträchtigte zwar den Begattungstrieb nicht, setzte aber die Zeugungsfähigkeit auf ca. $^1/_{10}$ herab. Gleichzeitig schien sich eine Größenzunahme der Prostata einzustellen. Wurde auch diese entfernt, so blieb die Befruchtung stets aus. Das Sekret soll auf die Bewegung der Spermatozoen förderlich einwirken. Ob seine Bedeutung aber nur hierin besteht, oder ob es, wie man wegen seiner großen Aehnlichkeit mit dem Sekret der Samenleiterblasen des Meerschweinchens wohl vermuten dürfte, eine ähnliche Rolle wie dieses (s. u. p. 407) bei der Begattung spielt, muß dahingestellt bleiben.

Der Bau der Samenleiterblase entspricht dem des Samenleiters, bis auf das Fehlen longitudinaler Muskeln in der Wand derselben und die etwas abweichende Beschaffenheit des Drüsenepithels. Letzteres besteht aus einreihig angeordneten mäßig hohen Cylinderzellen; es ist umgeben von einer dünnen inneren Bindegewebsschicht, einer zirkulären glatten Muskelschicht und einer lockeren äußeren Bindegewebshülle. Die äußere Seite der Blase besitzt zahlreiche, mehr oder weniger geräumige Ausbuchtungen (Fig. 9 *d*); sie entsprechen wohl den „alveolären Drüsenbläschen", die STUZMANN und DISSELHORST für die Samenleiterblase von Mus decumanus beschreiben. Das Cylinderepithel erhebt sich in zahlreichen Falten, die von einer dünnen Bindegewebsschicht gestützt werden. Oft höhlen sich diese Falten nach einer Seite hin aus, und man sieht dann auf dem Querschnitt vom Hauptlumen völlig abgegrenzte Taschen (Fig. 9 *t*).

Die Epithelzellen erscheinen zum Teil ziemlich hoch und schmal, mit gleichmäßig fein granuliertem Protoplasma und grundständigem ovalen Kern. Andere zeigen zu beiden Seiten des Kernes, der in einem mittleren Streifen dunklen unveränderten Protoplasmas ruht, ein helles Sekret in größerer oder geringerer Menge, infolgedessen einen mehr oder weniger großen Breitenzuwachs. Eine dritte Art endlich, meist in der näheren Umgebung der eben beschriebenen, zeigt sich stark verschmälert, wie zusammengedrückt. Sie sind sekretleer und zeichnen sich durch eine besonders dunkle Färbung des Protoplasmas aus. Die sekretorischen Veränderungen

G



H

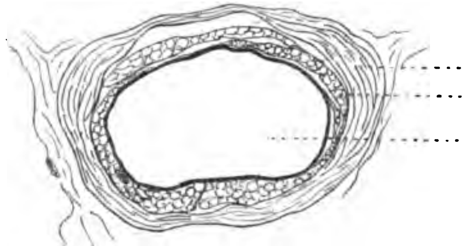


Fig. 5 G u. H. Mus musculus, Querschnitte durch den Urogenitalkanal auf der Höhe des Colliculus seminalis (G) und durch die Pars bulbosa urethrae (H). G zeigt zwischen den Mündungen der Ductus ejaculatorii (*d*) in die Urethra (*u*, *u'*) den Samenhügel (*c. s*), auf der gegenüberliegenden Harnröhrenwand die seitlichen Falten (*f*), welche die Divertikel *u'* von der Urethra trennen. Bei + Ausmündung eines Prostataganges. Die übrigen Bezeichnungen wie oben.

der Epithelzellen scheinen also genau denen analog zu sein, welche ich weiter unten für die Samenleiterblasen des Meerschweinchens beschrieben und abgebildet (Fig. 10a, b) habe. Eine Zerstörung von Zellen durch den Sekretionsprozeß scheint nicht stattzufinden.

Das freie Sekret ist im frischen Zustande eine milchigweiße, leicht gerinnende Masse. Disselhorst fand es hell, homogen, wachsartig, in Hämalaun schwach färbbar. Stuzmann sah teils körnige, gut gefärbte Massen, teils „weißliche, glänzende, sich nicht färbende Massen" von kristallinischem Gepräge und sehr wechselnder Form. Erstere überwogen in dem mittleren Hohlgange, letztere in den Acini. Ich fand, übereinstimmend mit letzteren Angaben, in der Samenleiterblase ebenfalls Sekret von zweierlei Aussehen. Der Hohlgang war meist ganz erfüllt von großen kompakten Ballen eines feinkörnigen, gelb gefärbten Sekrets (Fig. 9 *s*); in den seitlichen Divertikeln oder sonst im peri-

pheren Teil der Blase fand sich eine blasse, faserige oder flockige Masse, deren einzelne Bestandteile spitze und scharfeckige Formen aufwiesen.

Bezüglich der Entwickelung der Samenleiterblase wurde schon oben erwähnt, daß sie, nach STUZMANN, ihren Ursprung durch Ausstülpung vom Samenleiter nimmt, mit dem sie sich, wie ich bestätigen kann, beim Neugeborenen noch zu einem längeren Ductus ejaculatorius vereinigt.

Ampullendrüsen, Glandulae ampullarum (Gl. vasis deferentis OUDEMANS). JOHANNES MÜLLER gab in seinem Drüsenwerk (1830) zuerst eine schöne Abbildung und Beschreibung der „Glandulae ductuum deferentium“ des Hamsters und der Ratte. Bei beiden sitzen sie als kleine Büschel drüsiger Blindschläuche dem Endstück des Samenleiters an, dessen ampullenartige Erweiterung beim Hamster sehr stark und ausgedehnt, bei den Mäusen dagegen äußerlich nicht sichtbar ist. LEYDIG (1850) machte darauf aufmerksam, daß das Epithel der Drüsentubuli der glatten Muskelhülle direkt aufsitzt. Das Sekret fand er aus goldgelben, länglichen oder runden, fettartigen, im Innern mehrere farblose Tropfen einschließenden Körpern bestehend. OUDEMANS (1892) betont, daß die Drüse mit einer einzigen Oeffnung in das Vas deferens mündet. DISSELHORST (1897) hebt den Reichtum des intertubulären Gewebes an Nervenzellen und Bündeln von marklosen Fasern hervor. Das Sekret, aus kleinen und größeren „atlasglänzenden Körpern“ bestehend, hält er für das Produkt zusammengesinterter Zellen. STUZMANN (1898) beschreibt bei der Wanderratte eine der Ampulle entsprechende seitliche Anschwellung des Samenleiters, deren Schleimhaut sich in Zotten erhebt und drüsigen Charakter zeigt. Die embryonale Anlage der Samenleiterdrüsen beobachtete er in Form von „konzentrisch oder halbkreisförmig“ um die Mündung der Samenleiterblase angeordneten, vom Epithel des Samenleiters ausgehenden Epithelzapfen.

Meines Erachtens wird man als Ampulle des Samenleiters die Erweiterung bezeichnen dürfen, die derselbe durch die Vereinigung mit dem sehr weiten gemeinsamen Ausführungsgang der diesem untersten Teil des Samenleiters aufsitzenden, fingerförmig verästelten Drüsenblindschläuche (Textfig. 5 B und Fig. 7b *gl. amp*) erfährt. Kurz vor dieser Vereinigung verkleinert der Samenleiter sehr beträchtlich seinen Durchmesser, so daß er als ein enger Kanal von dem Ausführungsgang der Drüsen halbkreisförmig umgriffen wird (Fig. 7a *v. d*). So erhält man mehr den Eindruck,

daß der Samenleiter in den ampullenartig erweiterten Drüsengang, als umgekehrt der letztere in den Samenleiter mündet. Letzteres ist natürlich das Richtige, da doch die Drüsen mit ihrem Ausführungsgange als Produkt des Samenleiters aufzufassen sind. Daß eine Samenleiterampulle hier nur in so geringem Umfange besteht, erklärt sich daraus, daß jene meist durch die in die Wand des Samenleiters eingelagerten Drüsenschläuche oder Säckchen gebildet wird, die ja in unserem Falle außerhalb der Wand, in weniges Bindegewebe gehüllt, dem Vas deferens anliegen.

Die Drüsentubuli umgeben mit ihren Verästelungen rings den Samenleiter. Sie besitzen wie dieser eine kräftige, glatte Ringmuskelschicht, dagegen scheinen Längsmuskelfasern zu fehlen. Direkt unter dieser Muskellage findet man ein niedriges einreihiges Cylinderepithel von ziemlich unregelmäßigem Bau. Im oberen Teil der Schläuche zeigt es sich bisweilen etwas gefaltet. Die meist kubischen Zellen (Fig. 12) ragen oft mit plumpen Fortsätzen in das Lumen der Tubuli hinein. Das Protoplasma ist grob granuliert und zeigt öfters Sekreteinschlüsse. Der Kern zeigt unregelmäßige Gestalt und Lagerung. Hier und da finden sich sehr dunkle Basalkerne.

Im Lumen der Tubuli wie auch im Samenleiter und in der Ampulle fand ich meist massenhaft Spermatozoen. Stets fanden sich darin große rundliche Ballen von farblos durchscheinendem Aussehen, die im Innern zahlreiche helle Vakuolen zeigten. Sie färbten sich intensiv in Orange. Dies merkwürdige Absonderungsprodukt scheint von allen Beobachtern in gleicher Beschaffenheit gefunden worden zu sein. Es macht kaum den Eindruck, als sei es, wie Disselhorst meint, aus „zusammengesinterten Zellen“ entstanden. Allerdings fand ich auch bisweilen losgelöste Zellen im Lumen der Tubuli. — Ob das Sekret eine spezifische Wirkung auf die Spermatozoen ausübt, erscheint fraglich. Vielleicht dient das Organ hauptsächlich als eigentliche Samenblase, und ihr Sekret ist vielleicht nur bestimmt, den Samenfäden bis zu ihrer Entleerung ein vorläufiges Substrat zu bieten.

Aehnlichen Bau wie diese Drüsenschläuche besitzt auch die Ampulle, so daß es naheliegt, erstere als bloße Divertikel oder Auswüchse dieser aufzufassen. Sie besitzt ebenfalls ein niedriges Cylinderepithel, das ziemlich zahlreiche Falten und Leisten bildet.

Ziemlich abweichende Verhältnisse zeigt der Bau des Samenleiters oberhalb der Ampulle. Zu der inneren Ringmuskelschicht tritt eine äußere längsverlaufende hinzu. Das einschichtige Cylinder-

epithel steht auf einer deutlichen Basalmembran; es springt in mehreren (4) Längsleisten vor. Die Epithelzellen sind hoch cylinderförmig, regelmäßig angeordnet, nach dem Lumen hin scharf begrenzt (Fig. 11). Der meist ovale Kern ist dem zentralen Ende der Zelle genähert; das Protoplasma ist feinkörnig, im zentralen Teil der Zelle ziemlich dunkel, im peripheren meist durch große helle Vakuolen mehr oder weniger (bisweilen bis auf einige dünne Stränge) verdrängt. Den Epithelzellen findet man oft Sekret in Form von Tröpfchen anhaften; im Lumen des Samenleiters, der meist dicht mit Sperma erfüllt ist, bildet es eine blasse, feinkörnige Masse.

Drüsen des Urogenitalkanals.

Die Prostata, Gl. prostatica. Die Literaturangaben betreffen fast ausschließlich Mus decumanus. JOHANNES MÜLLER (1830) gab zuerst eine gute Beschreibung und Abbildung der Prostatadrüsen von Mus rattus. Er unterschied 3 Paar Bündel von Drüsenblindschläuchen, deren eines den Samenleiterblasen durch Bindegewebe angeheftet ist, das zweite von hinten und seitwärts die Basis der Samenleiterblasen umgreift, das dritte dem Hals der Harnblase vorgelagert ist. LEYDIG (1850) fügte wichtige Details hinzu. Er fand alle Schläuche von einer zirkulären glatten Muskelhülle umkleidet. Sowohl in dem freiliegenden, als auch in dem durch Bindegewebe der Samenleiterblase angehefteten Teil fand er das Epithel in Falten vorspringend und Maschen bildend. In letzterem waren die Cylinderzellen entweder hell oder von „fettartig glänzenden Molekülen“ erfüllt. Die angehefteten Schläuche fand LEYDIG von einem „hellen Körper von fettartigem Habitus“ erfüllt, die freiliegenden (III) wiesen ein Sekret auf, das aus runden oder eckigen Klumpen, anscheinend „Eiweißmassen, wie in der Prostata des Maulwurfs und des Igels“, bestand. Jederseits an der Ausmündungsstelle der Prostatabüschel in die Harnröhre fand LEYDIG ein mikroskopisches Ganglion. — OUDEMANS (1892) fügt diesen Angaben nichts Neues hinzu; den Bau der Tubuli findet er bei allen 3 Bündeln übereinstimmend. — DISSELHORST (1897) betont, daß das die Schläuche trennende Bindegewebe frei von Muskelfasern sei. — STUZMANN (1898) findet bei Mus decumanus zwischen den hinteren freien (III) und den oberen angehefteten (I) Drüsenschläuchen keine deutliche Trennung und unterscheidet demnach nur 2 Prostatapaare: 1) ein dem Urogenital-

kanal dorsal und lateral dicht anliegendes, mit ihm und der ventralen Fläche der Samenleiterblase durch Bindegewebe verbundenes, 2) ein freiliegendes, birnförmiges Paar mit fester Bindegewebshülle und langem Ausführungsgang. In den Tubuli findet STUZMANN ein einschichtiges Cylinderepithel, „dem sich häufig von der Peripherie her eine Lage rundlicher Zellen mit großem Kern zugesellt, so daß man deutlich zwei Schichten erkennen kann“. Das Lumen findet er erfüllt von „hellen, glänzenden, unregelmäßig geformten Körpern, die aus in Zerfall und Auflösung begriffenen Drüsenzellen entstanden zu sein scheinen“.

Bezüglich der embryonalen Entwickelung gibt STUZMANN (1898) an, daß die Prostatadrüsen sich als solide Epithelsprossen von der Urethra her anlegen. Dabei sollen die Tubuli des vorderen „freien“ Teiles denen des hinteren in der Entwickelung vorauseilen; sie besitzen schon ein deutliches Lumen, wenn die letzteren noch solide Epithelzapfen darstellen.

An der Einteilung der Prostata in 3 Paare wird man festhalten können. Sie sind bei Mus musculus so angeordnet, wie es JOH. MÜLLER auch für M. rattus angibt. Das vorderste Büschelpaar von Drüsenschläuchen (III) liegt frei dem Blasenhals an. Eine feste, die einzelnen Schläuche zu einem kugeligen Körper mit langem Ausführungsgang zusammenfassende Bindegewebshülle, wie sie STUZMANN für M. decumanus zeichnet, ist hier nicht vorhanden. Doch auch hier vereinigen sich, wie man sich auf Schnitten überzeugen kann, die Tubuli zu einem gemeinsamen Ausführungsgang, der von der ventralen Seite her in die Urethra einmündet.

Am hinteren Teil der Drüse läßt sich leicht ein oberes, der Samenleiterblase angeheftetes Bündel (I) von einem unteren, dem vorderen im Aussehen ähnlichen (II), unterscheiden. Beide münden mit zahlreichen Ausführungsgängen mehr von der dorsalen Seite her in die Urethra.

Der von LEYDIG konstatierte Unterschied zwischen den freiliegenden und den angehefteten Tubuli scheint sich indes nicht nur auf die Beschaffenheit ihrer Sekrete, sondern auch auf ihren histologischen Bau zu erstrecken, wenngleich die Abweichungen nicht gerade sehr bedeutende sind. — Gemeinsam ist allen Tubuli der Drüse die Umhüllung mit einer äußeren lockeren Bindegewebsschicht, die die Schläuche untereinander zusammenhält, einer zirkulären glatten Muskelschicht und einer inneren, das einschichtige Drüsenepithel tragenden dünnen Bindegewebsschicht

(Tunica propria). Die Differenzen der Tubuli betreffen vorzugsweise das Drüsenepithel selbst.

Oberer angehefteter Teil (Prostata I). Die Tubuli haben im allgemeinen einen größeren Umfang als die der anderen Teile. Das Epithel besteht aus hohen Cylinderzellen. Es ist im ganzen Verlauf der Tubuli, sowohl in dem engeren oberen wie im erweiterten unteren Teil mehr oder weniger stark gefaltet. Auf Querschnitten sieht man, besonders gegen das blinde Ende der Schläuche hin, die Epithelduplikaturen das Hauptlumen in zahlreiche Krypten und Taschen (Fig. 14 *t*) zerlegen. Bisweilen wird das Lumen durch die sich bis in die Mitte des Schlauches erstreckenden Falten fast völlig verdrängt.

Die Cylinderzellen besitzen einen meist mittelständigen kreisrunden Kern; das Protoplasma erscheint grob granuliert. Eine Lage von rundlichen Zellen (Stuzmann) vermochte ich nicht wahrzunehmen. Dagegen waren sekretorische Veränderungen des Epithels (die Disselhorst vermißte) deutlich. Zahlreiche Zellen zeigten in der Umgebung des Kernes eine mehr oder weniger große helle Zone, augenscheinlich ein Zeichen beginnender Sekretansammlung (Fig. 14 *s. h.*). Andere fielen mir durch unregelmäßige, fast hyaline Protoplasmafortsätze auf. Ueber alle Stadien des sekretorischen Umwandlungsprozesses konnte ich nicht Klarheit gewinnen.

Das Sekret, das sich besonders im unteren Teile der Tubuli in großer Menge findet, ist eine homogene Masse (Leydigs „wachsartiger Körper“?), die sich in Orange sehr intensiv färbt. Große Mengen noch gefärbter und blasser Kerne, die sich in demselben finden, schienen mir zu beweisen, daß bei der Sekretion Epithelzellen massenhaft zu Grunde gehen. Auch lassen sich letztere oft noch als hyaline Bläschen in der Sekretmasse wahrnehmen. Die Ausmündung dieses Prostatabündels erfolgt durch jederseits 3 besonders weite Ausführungsgänge ziemlich genau auf gleicher Höhe mit den Ductus ejaculatorii.

Untere hintere Bündel (Prostata II). Obgleich dem äußeren Anblick nach dem vorderen Prostatapaar ähnlicher, scheinen sich die unteren hinteren Bündel von Blindschläuchen bezüglich der Beschaffenheit des Epithels ziemlich genau an das eben beschriebene anzuschließen. Die Tubuli sind zwar kleiner als wie die der Prostata I, zeigen aber ebenfalls ein stark gefaltetes, hohes Epithel. Auch das Sekret weist ähnliche Eigenschaften auf. Ausmündung mit zahlreichen Oeffnungen auf gleicher Höhe wie I.

Vorderes Bündel (Prostata III). Das vordere Bündel von drüsigen Blindschläuchen weicht am meisten von der Prostata I ab. Das Epithel ist im allgemeinen beträchtlich niedriger, nur im oberen Teil, aber auch dort nicht in dem Maße wie das der Prostata I, gefaltet. Im unteren Teil sind die Tubuli relativ sehr weit und völlig glattwandig. Die Epithelzellen sind hier von kubischer oder noch flacherer Gestalt; die Muskelhülle erscheint äußerst dünn (Fig. 15).

Das Protoplasma der Zellen zeigt sich meist grob granuliert; der in der Basis liegende Kern ist von mehr oder weniger großen Sekrethöfen umgeben. Auch die flachen oder kubischen Zellen im unteren, wahrscheinlich durch Sekretmassen ausgedehnten Teil der Schläuche zeigen derartige Sekretionsphänomene. Das Sekret erscheint im oberen gefalteten Teil der Schläuche in Form von Tröpfchen, die man oft noch den Zellen anhaftend findet. Im unteren Teil zeigt das Sekret eine feinkörnige bis faserige Struktur. — Die Drüse mündet mit einem einzigen Ausführungsgang, etwas tiefer als die anderen, von der ventralen Seite her in die Urethra.

Beim Neugeborenen findet sich die ganze Prostata noch in wenig ausgebildetem Zustand. Sie erscheint in Form schlauchartiger, von der Wand der Urethra ausgehender Epithelwucherungen. Der vordere freie Teil (*III*) scheint aus einem einzigen solchen Zellenstrang hervorzugehen.

Urethraldrüsen, Gl. urethrales. Urethraldrüsen wurden unter den Nagern zuerst für Mus musculus von OUDEMANS (1892) beschrieben. Er fand „rings um den Canalis urethralis, in der Ausdehnung vom Veru montanum bis zur Einmündungsstelle der Gl. Cowperi, eine kräftig entwickelte Schicht von acinösen Drüsen“. DISSELHORST (1897) beschreibt unter dem gleichen Namen für M. decumanus „in und unter dem Harnröhrenmuskel Drüsenschläuche deren Epithel zahlreiche Leisten und Falten bildet“. Nach dieser Angabe möchte man kaum glauben, daß sie sich auf eine gleiche Drüse wie die von OUDEMANS bezieht. Auch STUZMANN (1898) berichtet, daß er „in der Urethralschleimhaut von M. decumanus in manchen Bezirken, besonders da, wo sie mächtig entwickelt ist (Gegend des Colliculus seminalis)“, ferner auch in der „Schleimhaut des Praeputiums“, im submukösen Gewebe und der konzentrischen Muskelschicht Urethraldrüsen in Gestalt einfacher Schläuche oder auch verästelter tubulöser Drüsen gefunden habe. Er fand sie meist schräg nach außen gerichtet, mit einem Epithel aus kubischen oder cylindrischen Zellen. STUZMANN sieht in diesen

Drüsen „echte Schleimhautdrüsen“, wie sie sich an allen Schleimhäuten, die mit der Außenwelt in direkten Verkehr treten, finden, und schreibt ihnen keine spezifische Rolle bei der Geschlechtstätigkeit zu. Auch seine Angaben scheinen sich auf Gebilde ganz anderer Art zu beziehen als die von OUDEMANS beschriebenen Urethraldrüsen. Ich kann nicht entscheiden, ob die letzteren bei den Ratten eine von dem Befund bei den Mäusen so abweichende Ausbildung erfahren haben; es fehlt mir die Möglichkeit eines Vergleiches, zumal da die Abbildung, auf die STUZMANN zur Erläuterung seiner Ausführungen verweist (l. c. Taf. I, Fig. 3) kaum die gröbsten Verhältnisse zum Ausdruck bringt. Trotzdem hält er sich für berechtigt, OUDEMANS' Angaben als „individuelle Anschauung“ zu verwerfen, indem er das Vorhandensein einer rings den Urogenitalkanal umgebenden Drüsenschicht schlechtweg in Abrede stellt (p. 17 u. 36): „Das den Urogenitalkanal umgebende körnige Stroma ist kein Drüsengewebe, sondern einfaches embryonales Bildungsgewebe.“

Ich finde bei ausgewachsenen Männchen von Mus musculus die Urethraldrüsen in einer Ausbildung, die sie nicht ohne weiteres den Schleimdrüsen anderer Schleimhäute homolog setzten läßt. Sie umgeben in einer ziemlich starken Ringschicht, die in mehrere größere und kleinere Lappen geteilt ist, den Urogenitalkanal, vom oberen Teil der Pars cavernosa urethrae an bis etwas über die Ausmündungstelle der Vasa deferentia aufwärts. Ihre massigste Entwickelung erreichen sie im Bereich der Radices corporum cavernosorum, in die sie sich zipfelartig hineinerstrecken. Ich finde die Elemente der Drüse von tubulösem Bau, jedoch von außerordentlicher Kleinheit (Fig. 22 u. 23). Die Drüsentubuli sind in Bindegewebe eingebettet. Die meisten von ihnen bestehen aus hohen cylindrischen oder pyramidenförmigen Zellen mit ovalem, meist der Basis anliegendem Kern. In der Umgebung des letzteren ist das Protoplasma feinkörnig und ziemlich dunkel tingiert, im einwärts gerichteten Teil der Zelle ist es durch zahlreiche eingeschlossene Sekretvakuolen stark aufgehellt. Das von den Zellen freigelassene Lumen ist meist sehr klein, oft nur schwer nachweisbar.

Zwischen diesen Tubuli verlaufen andere mit niedrigen, dunkleren und sekretleeren Zellen, die ein geräumiges Lumen freilassen; in letzterem findet sich meist ein feinkörniges Sekret vor. Es sind diese Tubuli, wie mir scheint, als den sogen. Schaltstücken der Schleimdrüsen (Speicheldrüsen) homolog zu betrachten.

Die Ausführungsgänge sind von beträchtlicher Weite (Fig. 23 *a*); sie sind von einem flacheren kubischen Epithel ausgekleidet. An ihrer Einmündungsstelle in die Urethra zeigen sie eine mehr oder minder starke Erweiterung ihres Lumens.

Soweit dieser morphologische Befund Schlüsse auf die Funktion der Urethraldrüsen erlaubt, schließe ich mich der Ansicht an, daß dieselben wesentlich der Schleimabsonderung dienen. Die massige Ausbildung derselben scheint aber darauf hinzuweisen, daß ihre Tätigkeit in speziellen Beziehungen zur Entleerung der Geschlechtsprodukte steht; denn sonst wäre schwer einzusehen, wie Schleimdrüsen von ganz indifferenter Bestimmung eine so eigenartige, massige Ausbildung hätten erlangen sollen.

COWPERsche Drüsen, Gl. Cowperi s. bulbourethrales. Die COWPERschen Drüsen der Muriden sind birnförmige Körper, die ziemlich versteckt zwischen dem Musculus ischiocavernosus und M. bulbocavernosus außerhalb des Beckens ihre Lage haben. KOBELT (1844) hat davon eine vortreffliche Abbildung (l. c. Taf. I, Fig. 5) gegeben. Nach LEYDIG (1850, p. 28) finden sie sich bei Mus musculus, wenn sie sehr klein sind, auch innerhalb des Beckens. Sie münden mit langem Ausführungsgang in die Urethra, an der Grenze zwischen dem kavernösen und muskulösen Teil. Die Drüse ist umhüllt von einer starken Lage quergestreifter Muskeln. Innerhalb derselben findet LEYDIG zahlreiche (12) Drüsenläppchen, die sich ihrerseits aus rundlichen, traubenförmig aneinander gedrängten Bläschen zusammensetzen. Die Drüse liefert nach LEYDIG ein zähes, fadenziehendes Sekret, das, mit Essigsäure versetzt, ein fadenförmiges Gerinnsel bildet. OUDEMANS (1892) gibt an, daß die Drüse in die Pars bulbosa urethrae mündet, was nicht ganz genau zuzutreffen scheint. Er sowohl als DISSELHORST und LEYDIG betrachten die Drüse als eine acinöse. LÖWENTHAL (1896) findet die Drüsenkammern teils von tubulöser, teils von alveolärer Gestalt. Er findet sie direkt, ohne Vermittelung feinerer Gänge, in ein kompliziertes, lakunäres, ausführendes Gangsystem münden.

Ich glaube, daß die Drüse aus einem Gewirr verzweigter geräumiger Tubuli besteht. Dieselben zeigen stärkere Größendifferenzen als sonst die Tubuli der COWPERschen Drüsen; einzelne, von bedeutender Weite, scheinen sich in zahlreiche kleinere Divertikel zu zerspalten (Fig. 21 *t*, *t'*). Im Innern des Drüsenkörpers findet sich bisweilen ein zentraler Hohlraum, um den sich die

Drüsenläppchen in mehr oder minder regelmäßiger radiärer Anordnung gruppieren, oder auch mehrere Hohlräume; offenbar dienen diese zur Speicherung des Sekretes.

Zwischen den Tubuli findet sich ein Gerüstwerk von stützendem Bindegewebe. Vom Rande her erstrecken sich auch mehr oder weniger weit Muskelzüge zwischen die Drüsenläppchen (Fig. 21 *m'*). — Die Zellen der Endstücke fand ich, wie Disselhorst (1897), hoch-cylinderförmig, den Kern meist der Basis angedrückt. Das Protoplasma der Zellen fand ich hell und feinkörnig. Im Lumen der größeren Tubuli zeigte sich ein farbloses, lange Schlieren bildendes Sekret.

Schon Leydig (l. c. p. 28) macht darauf aufmerksam, daß der Ausführungsgang der Cowperschen Drüse der Mäuse mit zahlreichen kleineren dunkleren Acini besetzt ist. Ich fand dieselben ebenfalls den Ausführungsgang, von seinem Austritt aus dem Drüsenkörper bis zur Einmündung in die Urethra, in dichter Schicht umlagern. Und zwar gingen sie einerseits in die Urethraldrüsenschicht, andererseits in die Tubuli der Gl. Cowperi kontunierlich, ohne bestimmte Grenze, über. Von diesen unterscheiden sie sich durch ihre Kleinheit und ihr dunkleres Aussehen, dagegen zeigen sie fast vollkommene Uebereinstimmung mit den Urethraldrüsen. Diese Tatsache scheint mir dafür zu sprechen, daß die Cowpersche Drüse als ein in morphologischer und physiologischer Hinsicht mehr oder weniger spezialisierter Teil einer ursprünglich gleichartigen und indifferenten, den Urogenitalkanal in Form zerstreuter intraepithelialer Drüsentubuli umgebenden Drüsenschicht zu betrachten ist.

Die embryonale Anlage der Gl. Cowperi beobachtete Stuzmann in Form paariger Epithelausstülpungen der Pars bulbosa urethrae.

Vorhautdrüsen, Gl. praeputiales. Die Präputialdrüsen der Ratten und Mäuse stellen, wie schon Leydig (1850, p. 31) erkannte, sehr entwickelte Talgdrüsen dar. Die Drüsenläppchen finden sich innerhalb eines bindegewebigen Gerüstwerkes. Nach Disselhorst (1897, p. 135) stellen sie graugelbe dreieckige Körper dar, die innerhalb des Vorhautsackes dem Penis dicht anliegen. Die Ausführungsgänge fand er, wie Leydig, mit geschichtetem Plattenepithel ausgekleidet. In ihnen fand sich ein blasses, helles, kleine Kügelchen enthaltendes Sekret. Stuzmann (1898, p. 26) beobachtete, daß die Drüse bei 2,5—3 cm langen Embryonen von Mus decumanus sich aus der äußeren Bedeckung, durch Ein-

stülpung in das subepitheliale Gewebe auf der Vorderseite des Geschlechtshöckers anlegt.

Ich habe diesen Angaben wenig hinzuzufügen. Der Sekretionsvorgang ist dem echter Talgdrüsen analog. Man beobachtet, wie die polygonalen Zellen der kompakten Acini (Fig. 29 *ac*) in den Ausführungsgängen zu einer aus blassen Klumpen bestehenden Masse zusammensintern. Die zahlreichen weiten Hohlräume der Drüsen vereinigen sich zu einem gemeinsamen engen Ausführungsgang, der auf dem vordersten Rande des Praeputiums ausmündet.

Die Zellen der Drüsenacini zeigen ein reich mit Fetttröpfchen angefülltes Protoplasma.

Afterdrüsen, Gl. anales. Ueber Afterdrüsen der Mäuse finde ich nur bei Disselhorst (1897) die Angabe, daß sie, wie beim Kaninchen, „Reservoire zweier verschiedener Drüsenarten, einer hochentwickelten Talg- und einer spezifischen Drüse" darstellten. Soweit mir bekannt, besitzt Mus eine einheitliche bräunliche Analdrüse, die allerdings dem „spezifischen Teil" der Inguinaldrüsen von Lepus im Bau ähnlich ist.

Cavia cobaya, Meerschweinchen.

Die accessorischen Genitaldrüsen des Meerschweinchens (Cavia cobaya) sind denen der Mäuse im allgemeinen ziemlich ähnlich. Besonders gilt dies für die Samenleiterblasen, die hier lange, hornförmig gekrümmte, nach oben sich verjüngende Schläuche darstellen (Fig. 3 *ves. v. d*), ebenso für die Prostata (Fig. 3 u. 4 *gl. prost*) und für die Cowpersche Drüse (Fig. 2 *gl. cowp*). Dagegen ist das Bestehenbleiben eines Uterusrudiments beim ausgewachsenen männlichen Tier bemerkenswert. Weitere Unterschiede beruhen auf dem Fehlen eigentlicher Ampullendrüsen am Samenleiter, der primitiveren Ausbildung der Harnröhren- und der Vorhautdrüsen u. a. m.

Eine zusammenhängende Darstellung der drüsigen Anhangsgebilde des Urogenitalkanals liegt, meines Wissens, für das Meerschweinchen nicht vor. In den Monographien von Leydig (1850), Oudemans (1892) und Disselhorst (1897) wird es bis auf wenige gelegentliche Bemerkungen ganz vernachlässigt. Am beachtenswertesten sind die Ausführungen Leuckarts (1847) über die sog. Vagina masculina, von Minot (1886) über die sog. Samenblasen und von de Pousargues (1893) über die Prostata von Cavia.

I. **Die Mündungen der Samenleiter und Samenleiterblasen und die Rudimente der Müllerschen Gänge.** Es ist notwendig, bevor man auf die anatomischen Einzelheiten im Bau der verschiedenen Organe näher eingeht, sich einen Ueberblick über die gegenseitigen Lageverhältnisse der wichtigsten Teile zu verschaffen, insbesondere die Art der Mündung des Samenleiters und der Samenleiterblasen zu betrachten, wobei sich auch die Frage nach der Existenz eines Uterus masculinus oder einer Vagina masculina aufklären läßt. Ich habe diese Verhältnisse wiederum auf einer nach der Schnittserie durch den betreffenden Teil des Canalis urogenitalis rekonstruierten schematischen Figur darzustellen versucht (Texfig. 6). Zur Ergänzung dienen die beigefügten Schnittschemata (Textfig. 7 A—F). Auf diesen kann man sich leicht überzeugen, daß die beiden Samenleiterblasen an ihren unteren erweiterten Enden miteinander zu einem geräumigen gemeinsamen Kanal verschmelzen (Schnitt C *v. v. d*). Auf der dorsalen Wand des letzteren bleibt eine langgestreckte mediane Erhebung bestehen. Auf dieser münden, gerade an der Verschmelzungsstelle beider Samenleiterblasen (Textfig. 6 u. 7 Schnitt C *v. v. d**), seitlich mit schlitzförmigen Oeffnungen die Vasa deferentia aus (Schnitt B *v. d*). Etwas unterhalb, ebenfalls mit langer, schmaler Oeffnung, mündet auf derselben Längserhebung ein sackförmiger Hohlraum aus (Textfig. 6 u. 7, Schnitt C *v. m*), der nach oben hin in zwei lange, blind endigende Zipfel (*u. m*) anhäuft. Wenig tiefer als die Einmündungsstellen dieses Hohlraums und der Vasa deferentia öffnet sich der aus der Verschmelzung der Samenleiterblasen entstandene weite Kanal in die Urethra (Schnitt E *d*). Diese Oeffnung befindet sich ihrerseits median auf einem die dorsale Wand der Harnröhre einnehmenden Längswulst (Schnitt D—E *c. s*). Ueber diesen letzteren schiebt sich, von beiden Seiten her, je eine Längsfalte, welche die seitlich auf dem Längswulst sich öffnenden Mündungen der Ausführungsgänge der Prostata (*a. prost*) überdeckt. So stellten sich mir die anatomischen Tatsachen dar. Sehen wir uns nun zunächst in der Literatur nach ihrer Deutung um.

Es ist klar, daß von der Verschmelzungsstelle der Samenleiterblasen (Schnitt C *v. v. d**) bis zu ihrer gemeinsamen Ausmündungsstelle in den Canalis urogenitalis (Schnitt E *d*) ein Kanal besteht, der lediglich der Ausführung der männlichen Geschlechtsstoffe dient, den man also wohl als Canalis genitalis be-

zeichnen könnte. LEUCKART (1847) deutete denselben als Vagina masculina. Dies scheint zwar im Sinne des von ihm gegebenen Schemas (Textfig. 1, 2), nicht aber vom neueren entwickelungsgeschichtlichen Standpunkte aus gerechtfertigt. Es entspricht LEUCKARTS Anschauung, wenn er den Längswulst an der Rück-

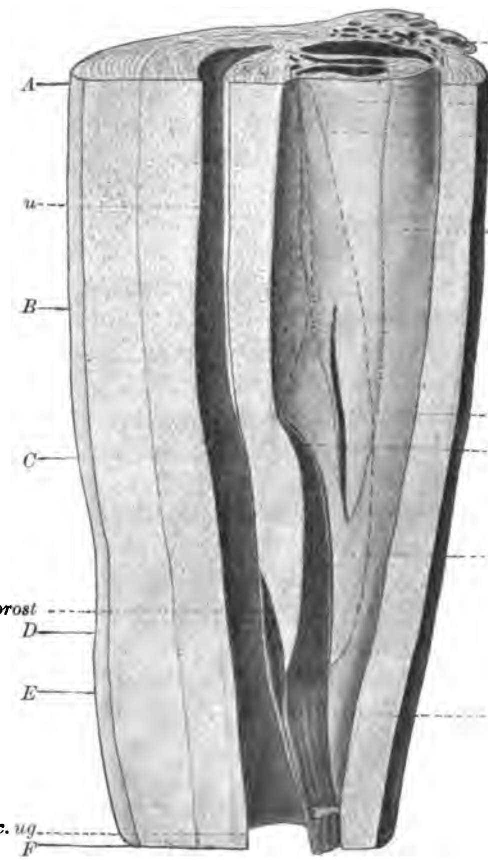
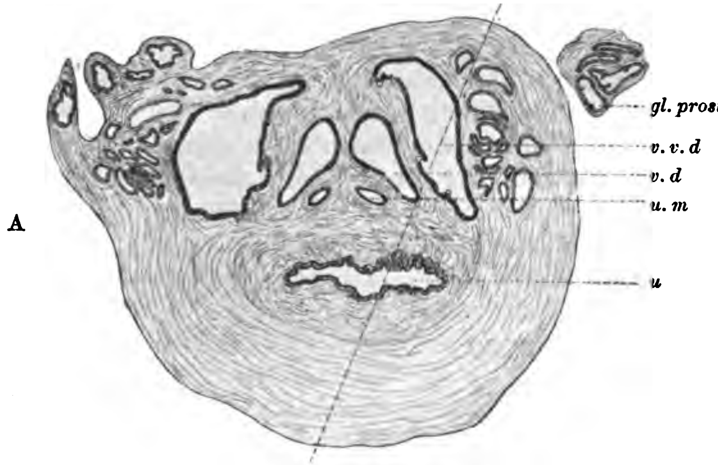


Fig. 6. Cavia cobaya, proximales Ende des Urogenitalkanals. Schematische Rekonstruktion nach den Schnitten Fig. 7 A—F, deren Höhe in der Figur vermerkt ist. Es ist der Urogenitalkanal in der auf Fig. 7 A und F durch die punktierte Linie angegebenen Richtung der Länge nach aufgespalten gedacht; man sieht also von der linken Seite her auf die gegenüberliegende Wand der Urethra und der vereinigten Samenleiterblasen (resp. von A—C, der ebenfalls aufgeschnittenen linken Samenleiterblase). Der Verlauf der Vagina und des Uterus masculinus, sowie des linken Vas deferens wurde durch verschieden punktierte Linien angedeutet. *a. prost* Ausführgänge der Prostata, *c. s* Colliculus seminalis, *c. ug* Canalis urogenitalis, *d* Ductus ejaculatorius, *gl. prost* Prostata, *gl. ur* Glandulae urethrales, *u* Urethra s. str., *u. m* Uterus masculinus, *v. d* Samenleiter, *v. m* Vagina masculina, *v. v. d* Samenleiterblase.

wand seiner vermeintlichen Vagina masculina, auf dem seitlich die Vasa deferentia ausmünden, als Veru montanum (s. Colliculus seminalis) bezeichnet. Den median auf ebendemselben Längswulst ausmündenden zweizipfeligen Hohlraum betrachtet LEUCKART als „direkte Fortsetzung" der Vagina, also als Uterus masculinus. Kurz oberhalb dieser drei Oeffnungen würden dann jederseits die Samenleiterblasen ebenfalls in die Vagina masculina „einmünden". — OUDEMANS (1892) acceptiert LEUCKARTS Auffassung mit der geringen Veränderung, daß er die zwischen den Mündungen der Prostatadrüsen gelegene Erhebung der dorsalen Harnröhrenwand, auf welcher sich allein die Mündung der sog. Vagina masculina befindet, als Veru montanum bezeichnet. Auch OUDEMANS gibt an, daß die Vasa deferentia in den Fundus der Vagina masculina münden, und daß sich dort zwischen ihren Oeffnungen der wahre Uterus masculinus befinde. — Auch DE POUSARGUES (1893) vertritt LEUCKARTS Anschauung bezüglich der Deutung des Canalis genitalis. Den medianen Vorsprung in dem letzteren, auf und neben dem der Uterus masculinus, die Samenleiter und die sog. Vesiculae seminales (Vesiculae vasorum deferentium) münden, hält er, wie LEUCKART, für das Veru montanum. Er aber betont mit Recht, daß sich eine deutliche Trennungsstelle der „Vesiculae seminales" von der Vagina masculina nicht angeben lasse. Jene gehen ohne Absatz, „à plein canal", in die letztere über. DE POUSARGUES glaubt, daß das untere Ende der Samenleiterblasen durch das Aufhören des gefalteten Drüsenepithels gekennzeichnet sei. Nach meinen Befunden verlaufen dieselben aber noch ein weites Stück über ihrer angeblichen Ausmündung in die Vagina masculina aufwärts, bevor sich die faltigen Erhebungen ihres Epithels zu zeigen beginnen. — Die kurze Mitteilung von REMY SAINT-LOUP (1894) ist wichtig, da sie die Homologie der hornförmigen Samenleiterblasen des Meerschweinchens mit den „palmenförmigen" Organen der Mäuse und dem fälschlich sog. Uterus masculinus des Kaninchens (s. u.) betont. Eines Urteils darüber, ob diese Organe bei allen drei Typen als Uterus masculinus oder bei keinem derselben als solcher aufzufassen seien, glaubt sich der Verf. allerdings darum enthalten zu müssen, weil wegen des frühen Schwindens der MÜLLERschen Gänge bei den Nagern deren Beziehungen zu den genannten Organen schwer zu bestimmen seien. Für das Kaninchen sind diese Beziehungen jedoch schon seit KÖLLIKER (1879) genau festgestellt. Kann man SAINT-LOUPS Anschauung von der Homologie der Vesiculae vasorum deferentium



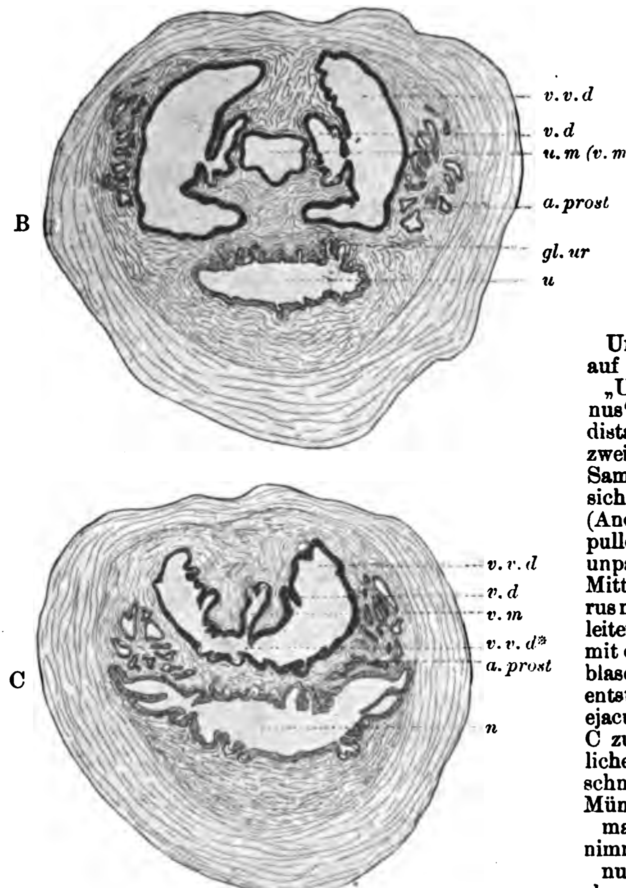


Fig. 7 A—C. Cavia cobaya ♂, Querschnitte durch den Urogenitaltractus auf der Höhe des „Uterus masculinus“. A zeigt dessen distale Gabelung in zwei Zipfel (*u. m*), die Samenleiter zeigen sich etwas erweitert (Andeutung der Ampulle); B zeigt das unpaare geräumige Mittelstück des Uterus masc., die Samenleiter vereinigen sich mit den Samenleiterblasen; die dadurch entstandenen Ductus ejaculatorii sind auf C zu einem einheitlichen Raum verschmolzen, der die Mündung des Uterus masculinus aufnimmt (*). Bezeichnungen entsprechend Fig. 6.

bei den genannten drei Nagern gern beistimmen, so muß dagegen ein anderer Homologisierungsversuch starkes Mißtrauen erregen: „D'ailleurs, nous retrouvons chez le Cobaye un organe cordiforme correspondant aux vésicules séminales que nous venons de constater chez le Lapin et la Souris.“ Dies „herzförmige Organ“ des Meerschweinchens ist der von den Autoren übereinstimmend als Uterus masculinus bezeichnete Blindsack zwischen den Samenleitern. Mit den „vésicules séminales“, die ihm homolog sein sollen, sind beim Kaninchen die von mir Glandulae urethrales paraprostaticae genannten, der Prostata vorgelagerten Drüsen, bei den Mäusen dagegen die das untere Ende des Samenleiters besetzenden Drüsen (Gl. ampullarum) gemeint. Es ist wohl von keiner anderen Seite her je bezweifelt worden, daß hier drei anatomisch, histologisch und entwickelungsgeschicht-

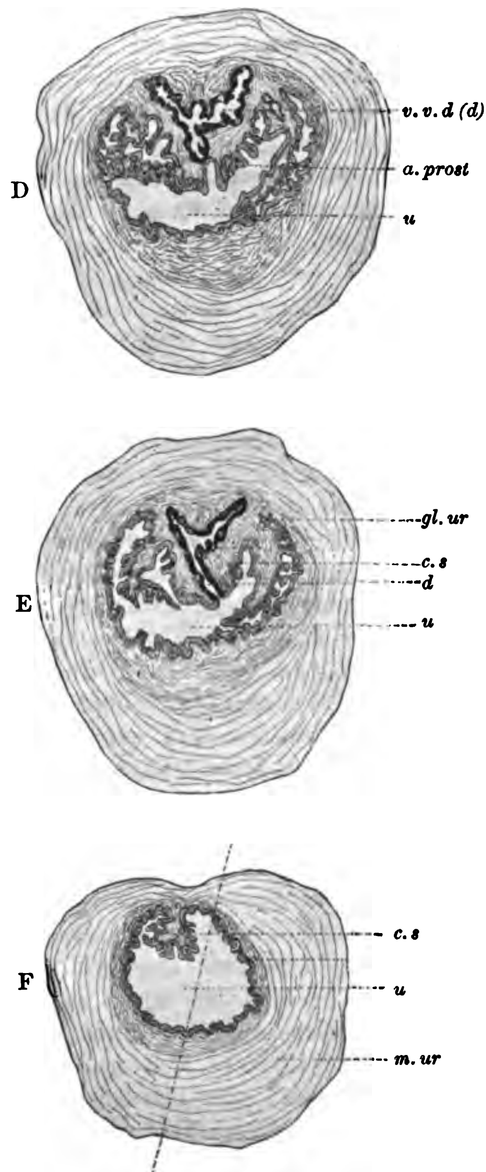


Fig. 7 D—F. Cavia cobaya, Querschnitte durch den Urogenitaltractus auf der Höhe des Colliculus seminalis (*c. s*). D zeigt die Ausmündung der Prostata-Ausführgänge in die Urethra (*u*), E die des unpaaren (gemeinsamen) Ductus ejaculatorius (*d*), F zeigt den unteren Teil des Colliculus seminalis. Bezeichnungen wie oben.

lich grundverschiedene Organe vorliegen. So hat denn dieser neueste Verbesserungsversuch die Verhältnisse nichts weniger denn geklärt.

Halten wir uns an die oben dargelegten objektiven Befunde, so haben wir folgende einfache Tatsachen zu konstatieren:

1) Die Vesiculae vasorum deferentium sind an ihren erweiterten Enden miteinander auf ein nicht sehr langes Stück verschmolzen. Eine Berechtigung, dieses Stück der weiblichen Vagina homolog zu setzen, liegt nicht vor, solange nicht eine Beteiligung der Müllerschen Gänge am Aufbau desselben nachgewiesen ist. Dies ist bis jetzt nicht der Fall.

2) Wir finden, daß die Samenleiter nicht sowohl in den Fundus einer Vagina masculina, als vielmehr in die Samenleiterblasen selbst münden, gerade da, wo diese miteinander verschmelzen. (Ein eigentlicher Ductus ejaculatorius im gebräuchlichen Sinne besteht demnach nicht; man müßte denn den verschmolzenen Teil der Samenleiterblasen bis zur Einmündung in die Urethra als einen „unpaaren Ductus ejaculatorius" bezeichnen wollen.)

3) Dementsprechend haben wir den Colliculus seminalis an der dorsalen Wand der Urethra zu suchen (Textfig. 6 und 7, Schnitt D—F *c. s*).

4) Das herzförmige, zweizipfelige Organ (Textfig. 6 und 7, Schnitt A — C *u. m*), das zwischen den Vasa deferentia ausmündet, entspricht nach Gestalt und Lage dem Rudiment der Müllerschen Gänge bei männlichen Embryonen anderer Nager (Mus, Lepus). Es ist demnach, wahrscheinlich mit Recht, als Uterus masculinus, in seinem unteren unpaaren Teil (Schnitt B—C *v. m*) genauer als Vagina masculina zu bezeichnen.

Einer besonderen Funktion scheint sich die Vagina resp. der Uterus masculinus nicht angepaßt zu haben. Seine Wand wird, wie die der Urethra, von einem zweischichtigen Epithel gebildet, in das zahlreiche einzelne kurze, tubulöse Schleimdrüsen eingestreut sind. Letztere sind im unteren Teil zahlreicher als in den beiden Zipfeln; eigentlich drüsigen Charakter kann man darum diesem rudimentären Gebilde aber nicht zusprechen.

Der Samenleiter und seine drüsigen Anhänge.

II. Die Samenleiterblasen, Vesiculae vasorum deferentium (Vesiculae seminales der älteren Autoren, Glandulae vesiculares Oudemans). Die Vesiculae vasorum deferentium stellen zwei

große, hornförmige, in mehreren Windungen gebogene, unten ziemlich weite, nach oben hin sich verjüngende Schläuche dar (Fig. 3 *ves. v. d*). Die Wand ist glatt, seitliche Ausbuchtungen, wie sie bei Mus vorkommen, fehlen meist. Zwischen den einzelnen Windungen spannt sich die äußere Bindegewebshülle membranartig aus. Ihrer Gestalt nach könnten diese Schläuche wohl, wie CARUS meinte, an die Hörner eines Uterus duplex erinnern. LEUCKART (1847) betrachtet sie als ein Paar „excessiv entwickelte Prostataschläuche". Die eingehendste Beschreibung dieser Organe gibt MINOT (1886). Er findet die Wandung dünn und durchsichtig, aus einer dünnen Bindegewebsschicht und einer gut entwickelten Muscularis bestehend. In letzterer fand er vorwiegend Ringfasern; an manchen Stellen zeigten sich auch Längsfasern als diskrete Lage. Auf die ähnlichen Verhältnisse des Vas deferens hinweisend, kommt MINOT zu dem Schluß, daß „die Blase also auch dem histologischen Bau nach als ein Auswuchs des Leiters aufzufassen" sei. Das die Innenwand bekleidende einschichtige Cylinderepithel findet er in Längs- und Querfalten gelegt. MINOT glaubt, sich von der drüsigen Beschaffenheit desselben nicht haben überzeugen zu können, läßt es darum dahingestellt, ob das den Schlauch erfüllende Sekret von diesem selbst oder von der Prostata herrühre. Ersteres hält er für das Wahrscheinlichere, zumal die Substanz in dem Schlauche keine Aehnlichkeit mit dem Sekret der Prostata zeigt. Spermatozoen fanden sich in den Samenleiterblasen nur ausnahmsweise und in geringer Menge. — Daß die Vesiculae vasorum deferentium sich auch mit kurzen seitlichen Verästelungen resp. am Ende gegabelt vorfinden, wie sie COLE (1898) abbildet, ist mir nicht bekannt geworden. Letzterer Autor gibt auch irrtümlich an, daß die Samenleiterblasen mit selbständiger Oeffnung neben den Vasa deferentia auf dem Veru montanum ausmünden (p. 150).

Soweit ich sehe, sind alle neueren Autoren darüber einig, daß die Samenleiterblasen des Meerschweinchens keine Spermareservoirs sind, vielmehr nur gelegentlich einige Samenfäden beherbergen (MINOT 1886, p. 212; KAYSER 1889, p. 27 u. a.). Bezüglich ihrer Funktion hatte LEUCKART vermutet, daß ihr Sekret, das in der Scheide des Weibchens zu einem Pfropf gerinnt, bestimmt sei, das Zurückfließen des Spermas zu verhindern. Nach Untersuchungen von LANDWEHR (1880) enthält das Sekret der Samenleiterblasen 27 Proz. fibrinogene Substanz und gerinnt bei geringer Verunreinigung mit Blut sehr leicht. LATASTE (1883) bestätigt die Bil-

dung eines Pfropfes in der Vagina („bouchon vaginal") durch das Sekret der Samenleiterblasen. Nach seiner Erfahrung besteht die Aufgabe desselben nicht darin, das Zurückfließen des Spermas zu verhindern, sondern er vergleicht seine Wirkung mit der eines Pumpenstempels, derart, daß der dicht sich der Scheidewand anlegende Pfropf das Sperma in den Uterus hinauftriebe. Der Pfropf verweilt normalerweise 12—24 Stunden in der Vagina, doch beeinträchtigt eine frühere Entfernung desselben den Erfolg der Begattung nicht. Kommt es jedoch überhaupt nicht zur Bildung des Pfropfes, so findet keine Befruchtung statt. Auf diese Weise erklärt sich wohl auch die bedeutende Herabsetzung der Befruchtungswahrscheinlichkeit, die STEINACH (1894) durch Extirpation der homologen Organe bei Ratten erzielte. Der Name „glandes du bouchon", den LATASTE für die Samenleiterblasen vorschlägt, ist aus dem Grunde zu verwerfen, weil er lediglich auf eine Funktion der letzteren Bezug nimmt, die ihnen wahrscheinlich nur innerhalb einer kleinen Gruppe von Nagetieren, nicht aber allgemein bei allen Säugern, bei denen sie sich finden, zukommt. — Neuerdings haben CAMUS und GLEY (1899) konstatiert, daß eine kleine Menge des Prostatasekrets eine größere Quantität der in den Samenleiterblasen abgesonderten Masse zum Gerinnen bringe. Sie schreiben diese Wirkung einem im Prostatasekret enthaltenen Ferment zu, das sie „vésiculase" nennen.

Bezüglich des Baues der Samenleiterblasen kann ich mich im wesentlichen den genauen Angaben MINOTS anschließen. Ich finde, von außen nach innen gehend, wie bei den Prostataschläuchen 1) eine dünne, lockere, reichlich von Blutgefäßen durchzogene Bindegewebsschicht; 2) eine (wie mir scheint, ausschließlich) aus zirkulären Fasern bestehende glatte Muskelschicht; 3) eine sehr dünne innere Bindegewebslage (Basalmembran) und 4) ein einschichtiges Cylinderepithel.

Das Cylinderepithel springt in zahlreichen Falten, bisweilen völlige Taschen bildend, ins Lumen des Schlauches vor, ganz ähnlich, wie es oben für Mus beschrieben und abgebildet wurde. Die Zellen sind hoch-cylinderförmig und besitzen große ovale Kerne. Gelegentlich waren kleinere Kerne zwischen den basalen Enden von Epithelzellen eingekeilt zu beobachten, erschienen aber nicht als diskrete Lage.

Die Cylinderzellen zeigen sich, besonders in den Epithelstrecken zwischen den Faltenvorsprüngen, mit größeren oder geringeren Mengen eines hellen Sekrets erfüllt, zum Teil bauchig

aufgetrieben. Das unveränderte Protoplasma ist in Orange dunkel tingiert und zeigt eine grobgranuläre Struktur. In der Umgebung sekretreicher Zellen finden sich andere, die noch sekretleer sind oder sich desselben schon entledigt haben und die durch den Druck der ersteren mitsamt ihren Kernen schmal zusammengepreßt sind (Fig. 10 a, b). Während zwischen den Falten die Epithelzellen fast ausnahmslos mit Sekret erfüllt sind, finden sich auf den einspringenden Falten selbst fast nur sekretleere, dunkle Zellen mit körnigem Protoplasma. Fig. 10 b stellt eine Stelle aus dem Epithel einer Falte dar, an welcher 2 einzelne Zellen sich bereits mit Sekret zu füllen begonnen haben, und man erkennt deutlich, wie jederseits die nächstbenachbarten durch den Druck in ihrer Gestalt beeinflußt worden sind.

Auf Grund dieser Befunde möchte ich glauben, daß die mannigfachen Falten des Drüsenepithels in der Samenleiterblase sehr wenig konstante Gebilde darstellen, daß sie vielmehr ihr Entstehen und Vergehen dem jeweiligen Sekretionszustand bestimmter Epithelstrecken verdanken, also dementsprechend in dauernder Veränderung begriffen sind. Es werden nämlich die sekretgefüllten Zellen, indem sie sich ausdehnen und auf die benachbarten Epithelteile einen mehr oder minder starken seitlichen Druck ausüben, letztere zwingen, sich in Falten einwärts zusammenzuschieben, zumal da die zirkuläre Muskulatur einer Erweiterung des Schlauches ihren Druck entgegensetzt. Die allmähliche Sekretentleerung der hierdurch in die Vertiefungen zwischen den Falten geratenen tätigen Zellen und die gleichzeitige Sekretbildung in den auf den Vorsprüngen befindlichen würde dann eine ständige Umwandlung der Gestalt und Verteilung der Falten bedingen.

Das Sekret der Samenleiterblase ist in frischem Zustande eine undurchsichtige, weiße, leicht gerinnende Masse. Unter dem Mikroskop erscheint sie aus unregelmäßigen rundlichen Klumpen und Körnchen zusammengesetzt.

In der Wand des Samenleiters selbst tritt zu den der Samenleiterblase zukommenden Schichten noch die äußere longitudinale Muskelschicht. Das einreihige, das Lumen auskleidende, mäßig hohe Cylinderepithel erhebt sich in mehreren niedrigen Längsleisten. In demselben scheinen sich ähnliche, wenn auch weniger intensive sekretorische Prozesse als in dem der Samenleiterblase abzuspielen. Das Protoplasma der Zellen ist gekörnelt, im zentralen Teil der Zelle dunkler als im peripheren. Gewisse Zellen erscheinen schmal und dunkel, andere heller und breit.

Den freien Innenrand des Epithels begleitet ein schmaler Saum einer blassen, feinkörnigen, fast hyalinen Substanz, die wahrscheinlich ein Ausscheidungsprodukt des Epithels ist. Die Kerne der Epithelzellen sind oval, von oft unregelmäßigen Konturen, mit gut differenziertem Chromatinkörper und Nucleolus. Sie liegen in der Basis der Zellen. — Im Lumen des Samenleiters fanden sich massenhaft Spermatozoen in kammförmigen Bündeln.

Eine eigentliche Ampulle des Samenleiters scheint beim Meerschweinchen nicht zu bestehen. Allerdings ist eine geringe Erweiterung des Vas deferens, kurz vor seiner Einmündung in die Samenleiterblase, vorhanden. In derselben fehlen jedoch spezifische Drüsen, wie sie bei Mus und Lepus vorkommen. Dagegen finden sich im unteren Teil der Erweiterung — Ampulle, wenn man will — kleine tubulöse Einzeldrüschen, die an Zahl nach der Ausmündüngsstelle hin zunehmen. Sie sind dem Bau nach den Urethraldrüsen (s. u.) zuzurechnen, also wohl von indifferentem Charakter. Es ist vielleicht nicht unwahrscheinlich, daß die eigentlichen Ampullendrüsen ihren Ursprung von derartigen nicht spezialisierten Schleimhautdrüsen genommen haben.

III. Die Drüsen des Urogenitalkanals.

Die Prostata (Glandula prostatica). Nach OUDEMANS (1892) wird die Prostata von Cavia gebildet durch „nur zwei Drüsen, große hornförmige Körper, welche jede für sich eine geräumige Einmündungsöffnung besitzen". Genauere Angaben finden sich bei DE POUSARGUES (1893). Dieser Autor unterscheidet einen äußeren und einen inneren Teil der Prostata. Letzterer besteht aus jederseits 4 Bündeln langer, fingerförmiger, wenig verästelter, im Umfange der ganzen Länge nach sich gleichbleibender Schläuche. Im äußeren Teil unterscheidet er ebenfalls vier Bündel von kleineren Blindschläuchen. Jedes der 8 Bündel jederseits mündet mit eigenem Ausführungsgang in die Urethra. Im histologischen Bau findet er beide Gruppen ziemlich übereinstimmend; jeder Schlauch zeigt, von außen nach innen: 1) eine dünne Bindegewebslage mit wenigen ungleichen Kernen; 2) eine ziemlich dicke zirkuläre Faserlage; 3) eine neue, sehr dünne Bindegewebslage; 4) ein Cylinderepithel aus großen pyramidenförmigen Zellen mit ovalen großen Kernen mit mehreren Nucleoli. — DE POUSARGUES hebt hervor, daß die äußeren Schläuche ein weites, freies Lumen, ohne einspringende Epithelfalten, besitzen; das Epithel der inneren da-

gegen bildet zahlreiche Vorsprünge und bisweilen blinde Aussackungen des Hauptlumens.

Ich habe den Angaben de Pousargues' nur wenige Bemerkungen hinzuzufügen. — Fig. 4 zeigt die aus dem Bindegewebe freipräparierte Drüsenmasse. Der Unterschied des inneren und äußeren Teiles fällt sofort in die Augen. In jenem zählte auch ich 4 dicke, knollige Drüsenlappen (Fig. 4 *gl. prost. I*); die Zahl der äußeren scheint mir nicht fixiert; durch Präparation ließ sich dieser Teil der Drüse in zahlreiche kleine Bündel zerlegen. Auf Querschnitten (Textfig. 7 Schnitt B – E) zeigten sich auch jederseits im ganzen mehr als 8 Ausführungsgänge.

Den histologischen Bau der Tubuli prüfte ich an den auf Fig. 2 mit *gl. prost. I, II, III* bezeichneten Stellen. Die großen, kompakten Lappen des inneren Teiles (*I*) zeigen sich auf Durchschnitten aus mehreren Schläuchen zusammengesetzt, deren Umfang den der äußeren Schläuche bedeutend übertrifft. Jeder einzelne Schlauch besitzt eine Ringmuskelschicht, mehrere zusammen sind wieder von einer gemeinsamen Ringmuskelhülle umgeben, in welcher sich auch longitudinal oder schräg verlaufende Fasern finden.

Die Schläuche des inneren Teiles (*I*) fand ich von einem hohen Cylinderepithel ausgekleidet, das besonders im oberen Teil der Schläuche in zahlreichen Längsfalten ins Lumen einspringt. Im unteren Teil, wo sie prall mit Sekret erfüllt sind, beschränkt sich die Faltung auf wenige Längsleisten. Die Epithelzellen zeigen ein meist helles, aber ziemlich grob granuliertes Protoplasma. Der ovale Kern liegt in der Zellbasis. Die innere Begrenzung der Zellen ist meist scharf, zuweilen aber durch anhaftende Sekrettröpfchen undeutlich.

Freies Sekret ist im oberen Teil in Form von Tröpfchen vorhanden, die im unteren, stark erweiterten Teil der Schläuche zu einer sehr feinkörnigen Masse zusammenfließen.

Bei *II* zeigt die Mehrzahl der Schläuche ein hohes, ziemlich stark in Falten gelegtes Cylinderepithel und ein ähnliches Sekret wie bei *I*; daneben finden sich aber auch Tubuli mit glattem Epithel wie bei *I*.

Im vorderen Bündel (Fig. 4 *gl. prost. III*) sind Tubuli mit ungefaltetem, niedrigem Cylinderepithel vorherrschend, jedoch nicht ausschließlich vorhanden. Es ist wahrscheinlich, daß auch hier wie bei Mus der obere Teil der Schläuche mehr oder minder stark gefaltet ist, und nur der untere sich durch ganz glattes Epithel

auszeichnet. In der Muskelhülle finden sich bei diesen Schläuchen nur zirkulär verlaufende glatte Fasern. Nie sind mehrere von einer gemeinsamen Muskelhülle zusammengefaßt.

Die Epithelzellen dieser äußeren Tubuli sind von kubischer Gestalt, zeigen ein dunkel tingiertes Protoplasma und einen kreisrunden Kern. — Das Sekret erscheint grobkörnig, aus Tröpfchen und Klümpchen von verschiedener Größe zusammengesetzt.

Es scheint demnach die Prostata des Meerschweinchens, analog der der Mäuse, aus drei ihrem feineren Bau nach mehr oder weniger gut zu unterscheidenden Teilen zu bestehen. Das vordere freiliegende Drüsenbüschel der Mäuse (Fig. 1 *gl. prost. III*) stimmt fast völlig mit dem vorderen äußeren Teil der Protasta des Meerschweinchens überein (Fig. 4 *gl. prost. III*); ebenso entsprechen die plumpen inneren Bündel (*I*) des letzteren dem an die Samenleiterblase angehefteten Bündel der Mäuse (Fig. 1 *gl. prost. I*), und endlich zeigen auch die hinteren unteren Tubuli (*II*) bei beiden Gattungen Uebereinstimmung.

Am meisten weichen bei Cavia die Ausmündungsstellen der Prostata von dem gewöhnlichen Befunde ab. Während man dieselben sonst an der Basis des Colliculus seminalis, in dem zwischen diesem und den lateralen Wänden der Urethra jederseits befindlichen spitzen Winkel findet, sind sie beim Meerschweinchen auf den Colliculus seminalis selbst heraufgerückt, so daß sie ihr Sekret dicht neben der gemeinsamen Oeffnung der Samenleiter resp. Samenleiterblasen zu ergießen vermögen. Die zahlreichen Oeffnungen der Ausführungsgänge sind von einer gemeinsamen Schleimhautfalte überdeckt und so gerichtet, daß das Prostatasekret unmittelbar vor der Oeffnung des „unpaaren Ductus ejaculatorius“ mit dem Sperma zusammentreffen muß.

Harnröhrendrüsen, Glandulae urethrales. Die Anwesenheit von Urethraldrüsen im Urogenitalkanal war, soweit ich sehe, unter den Nagern bisher nur für die Gattung Mus bekannt. Ich finde dieselben bei Cavia, wenngleich nicht in ebenso massiger, so doch in schöner und auffallender Ausbildung (Fig. 17 *gl. ur*). Sie finden sich in Form kleiner, selten verzweigter Tubuli (von beiläufig $^1/_{10}$ mm Länge) in der Wand der Urethra. Man könnte sie im Gegensatz zu denen der Mäuse als solitäre Urethraldrüsen bezeichnen, denn sie bilden keine geschlossenen Drüsenmassen, sondern münden allenthalben einzeln in die Urethra ein. Ihre Verbreitung erstreckt sich fast über die ganze Harnröhre. Im Bereich der Glans penis fehlen sie. In der Pars bul-

bosa und cavernosa urethrae sind sie rings in der Harnröhrenwand verteilt. In der Höhe der Radices corp. cavern. häufen sie sich um die Ausführungsgänge der Gl. Cowperi in dichtem, mehrschichtigem Kranze an. Sie begleiten dieselben kontinuierlich und gehen so unmerkbar in die Tubuli der Cowperschen Drüse über, mit denen sie im Bau fast völlige Uebereinstimmung zeigen (vgl. Fig. 24 u. 18). In der Pars prostatica urethrae ziehen sich die Drüsen mehr auf den dorsalen Teil der Harnröhrenwand, besonders die die Ausmündungsöffnungen der Prostata bedeckenden Falten zurück. Zahlreich sind sie auf der ventralen Wand der verschmolzenen Samenleiterblasen, spärlicher im lateralen Teil der Urethra s. str. und in den Ausführungsgängen der Prostata. Reichlich stehen sie auf dem Längswulst, der die Mündung des Uterus masculinus trägt und in der Wand des letzteren; auch finden sie sich im erweiterten Endstück (Ampulle?) des Samenleiters. Nach oben hin verbreiten sie sich im Uterus masculinus bis fast in die blinden Zipfel, in der Urethra bis dicht unterhalb der Harnblase in den Samenleitern bis etwa zur Mitte der ampullenartigen Erweiterung, in den Samenleiterblasen bis etwa auf die Höhe, auf der der Uterus masculinus endet (wo aber das Epithel der Samenleiterblase seinen spezifischen sekretorischen Charakter noch nicht besitzt).

Die einzelnen Tubuli werden von hohen cylindrischen resp. pyramidenförmigen Zellen gebildet. Das Protoplasma ist fein gekörnt, sehr hell durchscheinend, von Orange gar nicht gefärbt. Der meist kreisrunde Kern liegt in der Basis der Zellen (Fig. 24).

Cowpersche Drüsen (Glandulae Cowperi s. bulbourethrales. Die Cowperschen Drüsen des Meerschweinchens scheinen noch nicht als Objekt spezieller Untersuchungen gedient zu haben. Oudemans (1892) bezeichnet sie als runde, flache Körper. In der Lage stimmen sie mit denen von Mus überein. Sie liegen außerhalb des M. bulbocavernosus, sind von flach rundlicher, etwas eingekrümmter Gestalt und münden mit jederseits einem ziemlich langen Ausführungsgang in den Anfangsteil der Pars cavernosa urethrae. Die Drüse ist von einer kräftigen, quergestreiften Muskelhülle umgeben (Fig. 20 *m*); sie zerfällt in mehrere große, durch Muskelzüge voneinander getrennte Lappen. In jedem der letzteren nimmt man auf dem Querschnitt ein oder mehrere weite, von kubischem Epithel ausgekleidete Lumina wahr, die im Hauptausführungsgange zusammenmünden. Um diese weiten Räume gruppieren sich in dichtgedrängter Masse die kleinen, ge-

wundenen Drüsentubuli (Endstücke). Sie sind aus hohen, cylinderförmigen Zellen gebildet, ganz ähnlich wie die Tubuli der Urethraldrüsen. Die Zellen besitzen, wie bei diesen, ein helles, feinkörniges Protoplasma (Fig. 18). Der Kern ist meist der basalen Wand der Zelle eng angedrückt und zeigt eine platte oder eckige Gestalt (letztere Abweichung vom Habitus der Urethraldrüsentubuli beruht offenbar auf Besonderheiten der Fixierung und Färbung [Eisenalaun-Hämatoxylin]); andere Präparate zeigen auch hier runde, basalständige Kerne.

Die Entwickelung der Drüse beobachtete ich nur beim weiblichen Geschlecht. Bei älteren Embryonen, bei denen aber die Vagina noch nicht in den Canalis urogenitalis durchgebrochen war, fand ich eine vom Epithel der Urethra ausgehende umfangreiche Einwucherung in Gestalt mehrerer langer, dünner Zellstränge.

Vorhautdrüsen, Glandulae praeputiales. Literaturangaben scheinen zu fehlen. Ich finde die Drüsen als stark entwickelte Talgdrüsen den Follikeln der auf dem Praeputium stehenden Haare ansitzen, und dementsprechend auch jede in dem zugehörigen Haarbalg ausmünden. Sie stehen also auf einer bei weitem primitiveren Stufe der Ausbildung als bei Mus, zeigen auch, wenigstens bei dem von uns untersuchten Exemplar, nicht die Ausweitungen der Haarbälge, wie ich sie weiter unten für Lepus zu beschreiben haben werde.

Inguinal- und Analdrüsen fehlen dem Meerschweinchen, soweit ich sehen kann, gänzlich.

Lepus cuniculus, Kaninchen.

Die Gattung Lepus stellt bezüglich der drüsigen Anhangsgebilde des Genitalapparates einen eigenartigen, von dem der übrigen Nager in manchen wesentlichen Punkten abweichenden Typus dar. Diese Organe sind beim Kaninchen Gegenstand zahlreicher und ziemlich eingehender Untersuchungen gewesen. Ueber die morphologische Bedeutung der Teile und die zwischen ihnen und den accessorischen Geschlechtsdrüsen der übrigen Säuger bestehenden Homologien sind viele, zum Teil einander sehr widersprechende Ansichten geäußert worden. Das Wertvollste zur Klärung dieser Fragen trugen die Untersuchungen von LEYDIG (1850), KÖLLIKER (1879), LANGENBACHER (1882) und v. MIHALKOVICS

(1885) bei; die neueren größeren Publikationen von OUDEMANS (1892) und DISSELHORST (1897) bringen im wesentlichen nichts Neues, haben selbst manche alte Irrtümer wiederholt.

Einen Ueberblick über Gestalt und Lage der accessorischen Genitaldrüsen des Kaninchens gibt Fig. 2. Das distale Ende des Samenleiters ist zu einer äußerlich leicht erkennbaren drüsigen Ampulle erweitert (*a. v. d*); Samenleiterblase und Prostata zeigen schon insofern ein abweichendes Verhalten gegenüber Mus und Cavia, als sie in eine gemeinsame Muskelhülle eingebettet sind; auf der Figur sind die Prostatabündel (*gl. prost*) von den unten zu einem Stück verschmolzenen Samenleiterblasen (*ves. v. d*) präparatorisch getrennt. Eine eigentümliche, den anderen Nagern nicht zukommende Bildung stellen die den Samenleiterblasen vorgelagerten drüsigen Blindschläuche (*gl. u. p*) dar, die im Bau den COWPERschen Drüsen (*gl. cowp*) entsprechen. Letztere entbehren hier des längeren Ausführungsgangs, sind vielmehr ziemlich tief in den Harnröhrenmuskel eingelagert. Die Präputialdrüsen sind wenig, die Analdrüsen (*gl. an*) sehr stark entwickelt. Die Inguinaldrüsen (*gl. ing*) besitzen bei den bisher besprochenen Genera keine Gegenstücke.

Die drüsigen Anhänge des Vas deferens.

Samenleiterblasen, Vesiculae vasorum deferentium (= Vesicula seminalis = Uterus s. Utriculus masculinus autorum). Besonders hat die große, zweizipfelige Blase, welche, zwischen dem Rectum und der Harnblase gelegen, die Samenleiter aufnimmt und auf dem Samenhügel ausmündet, die Aufmerksamkeit der Untersucher auf sich gezogen. Die älteren Autoren (R. WAGNER, 1834; CUVIER, 1846; LEREBOULLET, 1851, u. a.) beschrieben sie als unpaare Samenblase, Vesicula seminalis. E. H. WEBER[1]) erklärte sie zuerst für homolog der sog. Vesicula prostatica der übrigen Säuger. Hat er einerseits das Verdienst, letztere als Rudiment des Uterus erkannt zu haben, so war er andererseits im Irrtum, wenn er nun auch die fragliche Blase beim Kaninchen (welche ihm zu Ehren auch WEBERsches Organ genannt wird),

1) Die Originalabhandlung (1846) war mir leider nicht zugänglich; ich zitiere nach einem Autoreferat gleichen Titels (MÜLLERS Archiv, 1846) und den in LEYDIGS und anderen Arbeiten enthaltenen Angaben.

für einen männlichen Uterus hielt. Van Deen (1849) suchte Webers Entdeckung auf entwickelungsgeschichtlichem Gebiet zur Geltung zu bringen; da er jene aber gerade in betreff des Kaninchens für „über jeden Zweifel erhaben“ hielt, so schilderte er zwar ausführlich die Rolle, die der Uterus masculinus bei der Entwickelung der accessorischen Drüsen (Prostata, Samenblasen) spielt, versäumte aber darüber, den entwickelungsgeschichtlichen Beweis für die Uterusnatur des betreffenden Organs zu erbringen. Auch Leydig betrachtete die „unpaare Samenblase“ als einen männlichen Uterus und machte besonders auf die Uebereinstimmung der in seiner Wandung sich findenden Drüsen mit denen des weiblichen Uterus aufmerksam. Leuckart (1847) beanstandete die Bezeichnung als Uterus masculinus deshalb, weil dies vermeintliche Rudiment des weiblichen Genitalkanals beim Kaninchen durch die Einmündung der Wolffschen Gänge (Samenleiter) als Vagina charakterisiert sei, die auch beim weiblichen Geschlecht die rudimentären Wolffschen Gänge (Gartnersche Kanäle) aufnehme. Nur den obersten Teil des Organs könne man als ein Uterusrudiment betrachten, das in diesem Falle durch ein außergewöhnlich weites Orificium uteri mit der Vagina in Verbindung stände, so daß sich keine genaue Grenze zwischen beiden ziehen lasse. Auch Krause (1884) vertritt die Ansicht, daß die sog. unpaare Samenblase „vermöge ihrer Muskulatur, ihrer Mündung, die einer Uterusmündung analog ist, ihrem Arbor (Schleimhautfaltungen) vollkommen dem Uterus oder genauer dem vom Peritoneum überzogenen Teil der Scheide beim weiblichen Kaninchen“ entspreche.

Eine wesentlich abweichende Auffassung des fraglichen Organs ergab sich aus entwickelungsgeschichtlichen Studien. Noch Egli (1876) allerdings schließt sich der Anschauung der vorerwähnten Autoren an. Er berichtet, daß beim männlichen Geschlecht der Müllersche Gang atrophiert bis auf die geringen Reste, die einerseits die gestielte Hydatide am Kopf des Nebenhodens, andererseits die sog. Vesicula prostatica (= Uterus masculinus) bilden. Ganz anders stellen sich diese Vorgänge nach den Angaben von Kölliker (1879) dar. Er fand bei einem männlichen Kaninchenembryo von 21 Tagen die Müllerschen Gänge an den untersten Enden zu einem einfachen Strang verschmolzen, weiter oben dagegen getrennt. Am 23. Tage schon war jede Spur von ihnen geschwunden. Der fälschlich so genannte Uterus masculinus entsteht also von den Müllerschen Gängen ganz unabhängig, und zwar durch eine Erweiterung und Ver-

schmelzung der WOLFFschen Gänge an deren unteren Enden. Wenige Jahre darauf erfuhren diese wichtigen Beobachtungen durch LANGENBACHER (1882) ihre volle Bestätigung. Die gründlichsten und umfangreichsten Angaben über diesen Gegenstand verdanken wir endlich MIHÁLKOVICS (1885). Ich werde bei der Darstellung der Entwickelung dieses vielumstrittenen Organs[1]) auf die Arbeiten der letztgenannten Forscher zurückzukommen haben. Die neuere Arbeit von WRIGHT (1899) lernte ich nur im Referat kennen; sie bestätigt die Resultate der früheren Untersuchungen.

Beim ausgewachsenen Tier besitzt, nach DISSELHORSTS (1897) Ansicht, die Wand der Samenleiterblase keinen „glandulären Bau im engeren Sinne". Er hält sie für ein Receptaculum seminis, obgleich er angibt, darin keine Spermien, wohl aber ein milchiges Sekret gefunden zu haben. Auch KAYSER (1889) fand nur ausnahmsweise geringe Mengen von Samen in der Samenleiterblase des Kaninchens; reichlicher war derselbe vorhanden, wenn das betreffende Tier vorher in geschlechtliche Erregung versetzt worden war. Er kam daher zu der Ansicht, daß jene nicht normalerweise als Receptaculum seminis oder Samenblase funktioniere. DISSELHORST begründet diese Bezeichnung damit, daß hier „das Sperma die Beimischung des Sekretes der Glandulae vesiculares" empfange. Den Nachweis, daß die von ihm so bezeichneten Drüsen diesen Namen nicht verdienen, habe ich weiter unten noch zu erbringen; es ist aber auch unverständlich, wie deren Sekret in die Samenleiterblase gelangen sollte, da sie, nach meinen Befunden, dicht über der Prostata, neben dem Colliculus seminalis und ganz unabhängig von den Mündungen der Vesicula vasorum deferentium sich in die Urethra öffnen.

Die Vesicula vasorum deferentium liegt als sackförmiges, weißlich-undurchsichtiges Gebilde zwischen der Harnblase und dem Rectum; sie mündet mit schmaler Oeffnung auf dem Colliculus seminalis in den Canalis urogenitalis. Das obere Ende derselben ist in der Mitte mehr oder weniger tief eingekerbt; auch wird die ursprünglich paarige Natur des Organs durch ein inneres medianes Septum zum Ausdruck gebracht, das sich fast bis zu den Einmündungsstellen der Vasa deferentia herab erstreckt. Diese befinden sich auf der vorderen (ventralen) Wand der Samenleiter-

1) Ich werde mich bei der Beschreibung von vornherein des Namens Vesicula vasis deferentis, im Sinne der oben angegebenen Definition (p. 380), bedienen.

blase (nach Krause [1884] 2 mm voneinander, 3—7 mm von der Oeffnung der Blase entfernt). Die Wand der Samenleiterblase besteht aus (nach Leydig) geflechtartig verbundenen glatten Muskelfasern. In dem unteren verdickten Teil derselben finden sich dorsal die Prostata, lateral die Glandulae urethrales paraprostaticae (s. u.) eingebettet. Durch das ganze Organ findet sich die Wand außerdem besetzt mit zahlreichen sack- bis verästelt-schlauchförmigen Drüsen. In der Wandung tritt besonders eine ausgeprägte Längsfaltung hervor.

Das Epithel, das die Samenleiterblase auskleidet, fand ich zweischichtig: innen eine Lage höherer dichtgedrängter Zellen, mit in die Längsrichtung gestellten ovalen Kernen; unter diesen eine Lage niedriger Zellen mit kreisrunden Kernen. — Unterhalb der Einmündungsstelle der Vasa deferentia finden sich zahlreiche Einstülpungen des Epithels, gebildet von einreihig sich zu kurzen Schläuchen zusammenschließenden, hellen, cylindrischen bis pyramidenförmigen Zellen; sie lassen sich eine kurze Strecke weit, in engem Anschluß an das Epithel der Samenleiterblase verlaufend, verfolgen. Es sind augenscheinlich nichts anderes als intraepitheliale Schleimdrüsen, wie sie auch die Schleimhäute der Urethra und die Ausführungsgänge der Prostata aufweisen.

Kurz unterhalb der Einmündungsstelle der Vasa deferentia nimmt die Zahl der drüsigen Divertikel beträchtlich zu. Sie verzweigen sich und gewinnen an Weite und Längenausdehnung. Ihr Epithel wird flacher, die Zellen färben sich dunkler als bei den vorerwähnten Drüsen. So läßt sich ein allmählicher Uebergang bis zu den weiten drüsigen Hohlräumen verfolgen, welche sich auf die Ampulle des Samenleiters (s. d.) fortsetzen. Die übrigen Epitheleinsenkungen der Samenleiterblase finden sich oberhalb der Einmündungsstelle der Vasa deferentia zunächst besonders reichlich im lateralen Teil, weiter oben jedoch rings in der Wandung eingelagert. Sie bilden mäßig weite, kurze, gerade oder wenig gewundene Schläuche, die sich bisweilen verzweigen. Sie stehen so nahe beieinander, daß die Wand des oberen Teiles der Samenleiterblase auf Querschnitten ein durchlöchertes Aussehen zeigt (Fig. 13). Das Epithel der Blase schiebt sich bisweilen zu verästelten Falten zusammen; doch sind diese nicht so zahlreich und regelmäßig wie in den Samenleiterblasen von Mus und Cavia.

Das Epithel der Drüsensäckchen ist einreihig und wird gebildet von mäßig hohen Cylinderzellen mit ovalen Kernen. Im

Inneren der Samenleiterblase findet sich ein feinkörniges bis hyalines, in Organe intensiv färbbares Sekret.

Nach dem histologischen Befund möchte ich vermuten, daß die Funktion der Samenleiterblase und ihrer Drüsen beim Kaninchen keine so spezialisierte sei, wie bei Mus und Cavia, sondern vielleicht nur in der Absonderung einer schleimigen Flüssigkeit besteht, die dazu dient, die Masse des Spermas zu vermehren. KAYSER (1889) fand in der Blase eine schleimige, bräunliche Flüssigkeit, beim geschlechtlich erregten Tier eine milchig weiße, die Spermatozoen enthielt. DISSELHORST fand sie auch milchig, lappige Krystalldrusen, „Rundzellen und spärliche Blutkörperchen enthaltend.“ Daß das Sekret leicht gerinne und, wie beim Meerschweinchen einen das Sperma in der Scheide hinauftreibenden Pfropf bilde, wird nirgends berichtet.

Die Drüsen der Samenleiterblase ats Argument für deren Homologie mit dem weiblichen Uterus zu verwenden, ist wohl kaum angängig, denn dieselben sind in beiden Organen von ziemlich indifferentem Charakter. Drüsen von solchem Habitus können sich wohl in Anpassung an ähnliche, wenig spezialisierte Funktionen (Schleimabsonderung?) in beiden Organen unabhängig von einander gebildet haben, ohne daß man dabei an eine Homologie, im Sinne gemeinsamen phylogenetischen Ursprungs, zu denken braucht.

Die Entwickelung der Vesicula vasorum deferentium. Eigene Beobachtungen hierüber machte ich nur bei einem Embryo von $6^1/_2$ cm Länge und beim Neugeborenen; bezüglich der jüngeren Stadien muß ich mich darauf beschränken, die Angaben von KÖLLIKER, LANGENBACHER und v. MIHÁLKOVICS über das Verhalten der MÜLLERschen und WOLFFschen Gänge beim männlichen Kaninchen kurz zusammenzufassen. Die MÜLLERschen Gänge schwinden beim Männchen schon sehr frühzeitig; nach KÖLLIKER zeigt sich am 23. Tage des Embryonallebens nirgends mehr eine Spur von ihnen. Bei jüngeren Embryonen bildet ihr verschmolzenes, nach oben in 2 Zipfel auslaufendes unteres Ende das Rudiment des Uterus masculinus. Die Samenleiterblase geht aus einer Erweiterung und fortschreitenden Verschmelzung der distalen Enden der WOLFFschen Gänge hervor. Allerdings nimmt, nach MIHÁLKOVICS, auch ein eng begrenztes Stück der vereinigten MÜLLERschen Gänge mit an der Bildung der Samenleiterblase teil; „diese Teilnahme besteht darin, daß sich das distale Ende des MÜLLERschen Kanales bei

$4^1/_2$—5 cm langen Embryonen zwischen den beiden WOLFFschen Gängen zu einem kleinen Sacke erweitert, dessen Seitenwände an den Berührungsstellen mit den WOLFFschen Gängen, durch Verkümmerung des Epithels, zu Grunde gehen, worauf aus ihnen ein gemeinsamer Epithelsack wurde.“ v. MIHÁLKOVICS definiert darum das sog. WEBERsche Organ des Kaninchens folgendermaßen: „Die bindegewebigen und muskulösen Wände des Organs sind jenen des weiblichen Geschlechtskanales homolog, weil sie in beiden Fällen vom Geschlechtsstrang geliefert werden; die innere Epithelkleidung des Sackes ist aber jener des weiblichen Geschlechtskanales nicht, oder nur zum geringen Teil homolog, weil sie größtenteils von den WOLFFschen Gängen und nur zu einem geringen Teil von den MÜLLERschen Gängen herstammt, — es besteht also zwischen dem WEBERschen Organ des Kaninchens und jenem der anderen Säugetiere nur eine inkomplette Homologie.“ KÖLLIKER und LANGENBACHER stellen eine solche Homologie überhaupt in Abrede, da sie eine Beteiligung der MÜLLERschen Gänge an der Bildung der Samenleiterblase nicht beobachteten. Eine genaue Nachprüfung der Befunde von v. MIHÁLKOVICS wäre schon darum schwierig, weil die beschriebenen Verhältnisse, wie der Autor betont, nur auf ganz bestimmten, schnell vorübergehenden Stadien, auftreten. Bemerken möchte ich jedoch, daß die Abbildungen, die v. MIHALKOVICS von der betreffenden Stelle des Genitalstranges gibt, nicht zweifellos für seine Auffassung sprechen. Eine tatsächliche Kommunikation der WOLFFschen Gänge mit dem Lumen des MÜLLERschen Ganges zeigen sie nirgends. Was die Abbildungen (l. c. Tafel VII, Fig. 148 *g* und 149 *d*) darstellen, ist nur ein Undeutlichwerden der Epithelgrenzen, das zum Teil augenscheinlich auf Gewebezerreißungen beruht. Bevor v. MIHÁLKOVICS' Ansicht nicht durch neue, ganz unzweideutige Befunde gestützt wird, empfiehlt es sich wohl, die Vesicula vasorum deferentium, das ehemalige WEBERsche Organ des Kaninchens, als alleiniges Produkt der WOLFFschen Gänge, demnach vollkommen homolog den Samenleiterblasen der übrigen Säuger zu betrachten.

Die Vasa deferentia münden, den geschilderten Entwickelungsvorgängen entsprechend, ursprünglich von oben her in die Hörner der aus ihrer Verschmelzung entstandenen Blase. So entsteht ein dem weiblichen Uterus mit den Tuben ähnliches Bild, das wohl E. H. WEBER zu dem Ausspruche veranlaßte, daß männliche und weibliche Geschlechtsteile noch beim neugeborenen Kaninchen nicht zu unterscheiden seien. Die Vasa deferentia rücken dann von

ihrer ursprünglichen Mündungsstelle tiefer auf die vordere Wand der Samenleiterblase herab, nach v. MIHÁLKOVICS teils durch „faltenartige Erhebung und Abschnürung des Ganges vom Sacke", teils durch Auswachsen des letzteren nach oben.

Bei einem männlichen Embryo von 6 $^1/_2$ cm Länge fand ich, entsprechend den Angaben von KÖLLIKER, die MÜLLERschen Gänge schon vollständig geschwunden. Die Verschmelzung der erweiterten distalen Enden der WOLFFschen Gänge hat hier bereits zur Bildung eines geräumigen, gemeinsamen Hohlraumes geführt, dessen Entstehungsweise jedoch noch sowohl durch ein unvollkommenes medianes inneres Septum, als auch durch sein oberes, in 2 blinde Zipfel auslaufendes Ende angedeutet wird. Die Samenleiter münden bereits von der Vorderwand her ein, doch noch etwas höher als beim ausgewachsenen Tier. Dem neugeborenen sowohl als auch dem erwachsenen Tier fehlt demnach ein wahrer Uterus masculinus vollständig.

Es sei mir noch gestattet, kurz die übrigen Tatsachen, die uns berechtigen, das sog. WEBERsche Organ als homolog den Samenleiterblasen der übrigen Nager zu betrachten, zusammenzustellen. 1) Beziehungen zum Vas deferens. Die Samenleiterblase findet sich, wie überall bei den Säugetieren, denen sie zukommt, in naher Lagebeziehung zum Vas deferens; sie mündet mit letzterem gemeinsam im Ductus ejaculatorius aus. Bei Lepus sind wie bei Cavia die untersten Enden der Samenleiterblasen zu einem gemeinsamen Hohlraum, der die Vasa deferentia aufnimmt, verschmolzen; man könnte darum hier nur von einem unpaaren, gemeinsamen Ductus ejaculatorius reden. Bezüglich der Lage zu den Samenleitern stimmt also die Samenleiterblase von Lepus mit denen des Meerschweinchens überein, die ihrerseits wieder leicht auf den ursprünglicheren Typus von Mus zurückzuführen sind. Denn hier fehlt lediglich die bei Cavia und Lepus verschieden weit vorgeschrittene terminale Verschmelzung der Samenleiterblasen. Vergleichend-anatomisch steht also der Homologisierung der betreffenden Organe nichts im Wege. 2) Entwickelung (genetische Beziehungen zum WOLFFschen Gang). Daß die Samenleiterblase, wenn nicht ausschließlich, so doch zum weitaus größten Teil ein Produkt der WOLFFschen Gänge ist, ist nach den oben dargelegten Tatsachen unzweifelhaft. Es ist also auch die Entstehungsweise der Samenleiterblase beim Kaninchen dieselbe wie bei anderen Nagern. 3) Histologie. Der Bau des glandulären Teiles der Samenleiterblase zeigt beträchtliche, aber wohl nicht gerade prin-

zipielle Unterschiede gegenüber den entsprechenden Gebilden von Mus und Cavia. Während bei diesen das ganze Epithel sekretorischen Charakter hat und zur Vergrößerung seiner Oberfläche in Falten und Leisten vorspringt, ist bei Lepus eine große absondernde Fläche durch zahlreiche Einstülpungen des nur in diesen, nicht als Ganzes sekretorischen Epithels erzielt. Man kann dies Verhalten wohl als ein primitiveres deuten, der vermutlich weniger spezialisierten Aufgabe des Organs bei Lepus entsprechend.

Ampullendrüsen, Gl. ampullarum vasum deferentium. Die Vasa deferentia münden getrennt auf der Vorderwand der Samenleiterblase in die letztere. Ihr Endabschnitt zeigt sich äußerlich zu einer langgestreckten Ampulle erweitert. In der letzteren fand LEYDIG (1850) beim Feldhasen in Längsreihen stehende Drüsen von länglich-sackförmigem Bau, mit denen, die er im sog. Uterus masculinus beschreibt, übereinstimmend. DISSELHORST betrachtet die Ampulle als eine Art Receptaculum; er findet sie durch zarte Epithelleisten in ein großlückiges Wabenwerk umgewandelt. Diese Epithelleisten scheinen ihm jedoch nie von der Wand des Samenleiters herzukommen; „sie laufen vielmehr stets in sich zurück, bilden also geschlossene Ringe“. Die LEYDIGschen Drüsen vermochte DISSELHORST nicht aufzufinden und glaubt, daß ihr Auftreten an die Brunstperioden gebunden sei.

Ich finde die Drüsen der Ampulle wie LEYDIG in Form von weiten dünnwandigen Säckchen. Eine Anordnung in Längsreihen bemerkte ich nicht. Sie gehen, kleiner werdend, kontinuierlich in die im unteren Teil der Vesicula vasis deferentis auftretenden becherförmigen Drüsen über, unterscheiden sich aber von diesen einerseits durch ihr meist sehr stark erweitertes Lumen, andererseits durch ihre sehr dünne, von einem einreihigen niedrigen Cylinderepithel gebildete Wandung. Sowohl diese weiten Drüsensäckchen (Fig. 8 *gl. amp*), als auch die drüsigen Einsenkungen des Epithels der Samenleiterblase, lassen sich meines Erachtens auf den Typus der kleinen, becher- bis schlauchförmigen solitären Schleimdrüsen zurückführen, wie sie sich im unteren Teil der Samenleiterblase und in der Urethra reichlich finden; ich vermochte alle Uebergänge zwischen diesen primitiven bis zu den beschriebenen spezialisierten Ausbildungsformen zu beobachten.

Ich sehe die Drüsenschläuche in der Ampulle allenthalben rings in den Samenleiter münden (Fig. 8 *), kann also DISSELHORSTS Ansicht, daß sie als geschlossene Ringe um denselben verliefen, nicht beistimmen.

Noch beim Neugeborenen fand ich das Epithel des Samenleiters überall glatt und nicht von drüsiger Beschaffenheit. Doch war oberhalb der Ausmündungsstelle eine beträchtliche Anschwellung (Ampulle) bemerkbar. Es fehlen beim Neugeborenen auch die zahlreichen kleinen Schleimdrüschen der Urethra etc.

Drüsen des Urogenitalkanales.

Die Prostata. Die beste ältere Beschreibung der Vorsteherdrüse des Kaninchens rührt von Leydig (1850) her. Er betrachtet die ganze in die Muskulatur der hinteren und seitlichen Wände der Samenleiterblase eingelagerte Drüsenmasse als Prostata. E. H. Weber hatte zuerst auf die verschiedene Beschaffenheit des lateralen (vorderen) und des dorsalen (hinteren) Teiles der Drüsenmasse aufmerksam gemacht und letzteren (zitiert nach Leydig) den Samenblasen verglichen. Leydig (1850) betont dagegen, daß hier ein ähnlicher Befund wie beim Igel und bei den Mäusen vorliege, wo sich ebenfalls zwei nach Lage, Bau und Funktion sich beträchtlich unterscheidende prostatische Drüsenpakete vorfinden. Die eine dieser Drüsen soll in diesen Fällen eine fettähnliche, die andere eine eiweißähnliche Substanz abscheiden. — Stilling (1884, p. 1—8) unterscheidet in der die Samenleiterblase umgebenden Drüsenmasse drei Teile, von denen er den dorsalen unteren allein für die Prostata hält, ein Bündel lateraler, steil aufsteigender langer Blindschläuche bezeichnet er als Samenblasen, die kleinen, diesen noch vorgelagerten, von Weber für inkonstant gehaltenen Blindschläuche dagegen infolge ihrer histologischen Aehnlichkeit mit den Cowperschen Drüsen als ein oberes Paar der letzteren. Die Drüsentubuli der eigentlichen Prostata findet Stilling inwendig mit zahlreichen Falten bedeckt, oft durch zarte Scheidewände in kleinere Hohlräume geteilt. Ihr einschichtiges Epithel wird von hohen, grob und dunkel granulierten Cylinderzellen gebildet, deren Kerne klein, oval, oft in einer Ecke an der Basis der Zelle liegen. — Die vermeintlichen Samenblasen besitzen, nach Stilling, ebenfalls ein faltenreiches Epithel. Die schmächtigen Cylinderzellen besitzen einen länglichen, die ganze Dicke der Zelle einnehmenden Kern. Es ist Stillings besonderes Verdienst, die Veränderungen, die diese Epithelien durch ihre sekretorische Tätigkeit während des Begattungsaktes erleiden, nachgewiesen zu haben. Dieselben bestehen bei der „eigentlichen Prostata“ darin, daß die Zellen kleiner, breiter, heller

werden; ihre Grenzen sind scharf, einige stellen offene Becher dar. In der sog. Samenblase sind nach dem Coitus die ins Lumen vorspringenden Falten auffallend verbreitert, die Drüsenzellen außerordentlich vergrößert, von cylindrischer oder birnförmiger Gestalt. Aus diesem merkwürdigen Verhalten schließt STILLING auf eine zeitliche Verschiedenheit des Absonderungsvorganges in beiden Drüsen. „Die Zellen der letzteren (Prostata) geben die während der Ruhe angehäuften Stoffe erst bei der Begattung ab; der Saft der Vesiculae seminales wird schon früher, in der Pause zwischen 2 Brunstperioden gebildet, er wird beim Coitus nur entleert. Fällt nachher der Druck der angestauten Inhaltsmassen auf die Epithelien der Kanäle weg, so vergrößern sie sich, indem sie neues Material aus dem Blute aufnehmen."

Die neueren Autoren haben sich weder der Ansicht LEYDIGS angeschlossen, noch sind sie auf die wichtigen Angaben STILLINGS aufmerksam geworden; vielmehr haben sie ihrerseits die vorderen weißlichen Blindschläuche als Samenblasen (resp. Gl. vesiculares) von der hinten gelegenen Prostata gesondert (wobei also die Bezeichnungen gerade umgekehrt wie bei WEBER gebraucht zu sein scheinen). DISSELHORST (1897) gibt, augenscheinlich dieser Anschauung zuliebe, sogar an, daß die vermeintlichen Samenbläschen neben den Vasa deferentia in die von ihm als Uterus masculinus betrachtete Samenleiterblase einmünden.

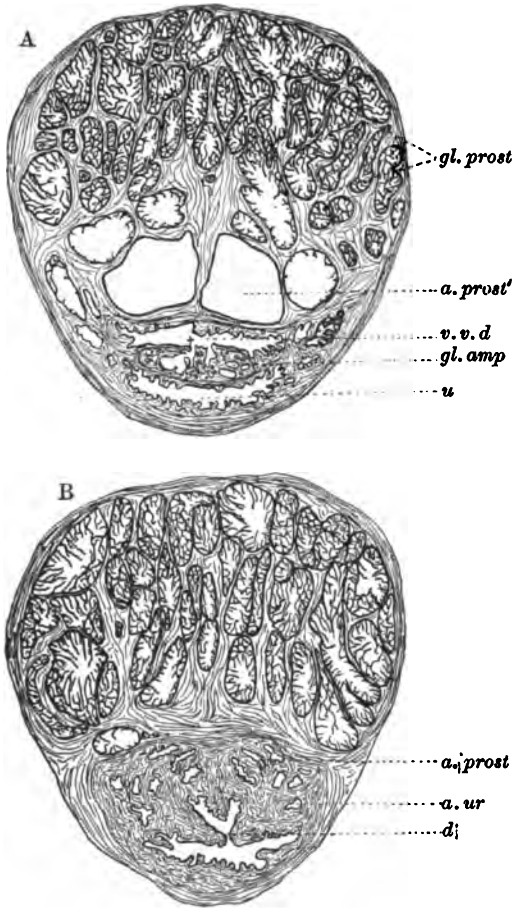
Ich finde in die Muskulatur der dorsalen Wand der Samenleiterblase eine Drüsenmasse eingebettet, welche sich zum Teil durch Präparation freilegen und jederseits in mehrere Läppchen sondern läßt (Fig. 2 *gl. prost*). Jedes der letzteren besteht aus ziemlich voluminösen, stark gewundenen und verästelten Schläuchen. Mehr den lateralen Wänden der Blase angelagert finden sich jederseits einige (durch makroskopische Präparation fand ich 3) Drüsenschläuche, die sich von jenen durch ein weißlich-glasiges Aussehen und den Mangel der Aufknäuelung unterscheiden. Wie sich zeigen wird, entsprechen die erstgenannten insgesamt einer Prostata, letztere haben mit dieser nur die räumliche Lage gemein (Gl. urethrales paraprostaticae). Eine dritte Drüsenart konnte ich nicht auffinden. Allerdings zeigen sich innerhalb der Prostata kleine Differenzen zwischen den äußeren und dem innersten, am tiefsten in die rückwärtige Wand der Samenleiterblase eingebetteten Läppchen. Es ist also wahrscheinlich, daß man auch hier, wie bei Cavia und Mus, zwischen zwei funktionell verschiedenen Teilen der Prostata zu unterscheiden hat. Es läßt sich aber weder mit

morphologischen noch mit physiologischen Gründen rechtfertigen, einem dieser beiden Teile den Namen Samenblasen beizulegen. — Die gesamte Drüsenmasse ist im unteren Teil mit der Urethra und der Samenleiterblase in eine gemeinsame zirkuläre Muskelhülle (Fortsetzung des Musc. urethralis) eingeschlossen. Ich finde darin ausschließlich quergestreifte Fasern. Zwischen die einzelnen Drüsenläppchen schieben sich Züge glatter Muskelfasern ein.

Jedes Läppchen der Prostata mündet mit je einem Ausführungsgang in die Urethra. Ich zähle deren auf der Schnittserie jederseits 4. Dieselben verlaufen innerhalb der Muskulatur eine kurze Strecke weit abwärts und münden dicht übereinander neben dem Colliculus seminalis, etwas unterhalb der Mündung der Samenleiterblase, in den Canalis urogenitalis (Textfig. 8 D *a.prost*). Bemerkenswert ist, daß die Ausführungsgänge des hinteren oberen Bündels, das sich, wie wir sehen werden, auch hinsichtlich seiner feineren histologischen Struktur von den tiefer gelegenen lateralen Teilen unterscheidet, sich in ihrem unteren Teile sehr stark sinusartig erweitert zeigen (Textfig. 8 A *a.prost'*).

Die Ausführungsgänge sind gegen das Drüsenepithel scharf abgesetzt; sie besitzen ein zweischichtiges Epithel, aus einer höheren inneren und einer niedrigeren äußeren Zellenlage bestehend. In demselben zerstreut finden sich zahlreiche, intraepitheliale Drüschen. Sie bilden kurze sackförmige Einstülpungen, deren helle, cylinder- bis pyramidenförmige Zellen nur ein enges Lumen freilassen. Sie verschwinden erst da, wo das hohe Cylinderepithel der Drüsentubuli beginnt. Man könnte sich daher wohl vorstellen, daß diese Drüsen auch die Ausgangsgebilde der Prostata darstellen, derart, daß das ganze Epithel der Schläuche sekretorische Funktion gewann und dann zu seiner Oberflächenvermehrung nicht mehr vereinzelte drüsige Einsenkungen ausreichten, sondern hierzu die Bildung eines komplizierten Faltenwerkes nötig wurde.

Histologie der Prostata. a) Mediane dorsale Lappen (dem Ausführungsgang *a.prost'* [Textfig. 8 A] zugehörig). Dieser Drüsenteil ist fast völlig in die hintere Wand der Samenleiterblase eingesenkt; er wird vom Lumen der letzteren hufeisenförmig umschlossen, bildet also in derselben, von innen betrachtet, einen voluminösen, mit gewundenen Faltungen bedeckten Wulst (Krauses Arbor utriculi masc.). Die Tubuli, die aus dem enorm weiten Ausführungsgang (Textfig. 8 A) ihren Ursprung nehmen, sind meist



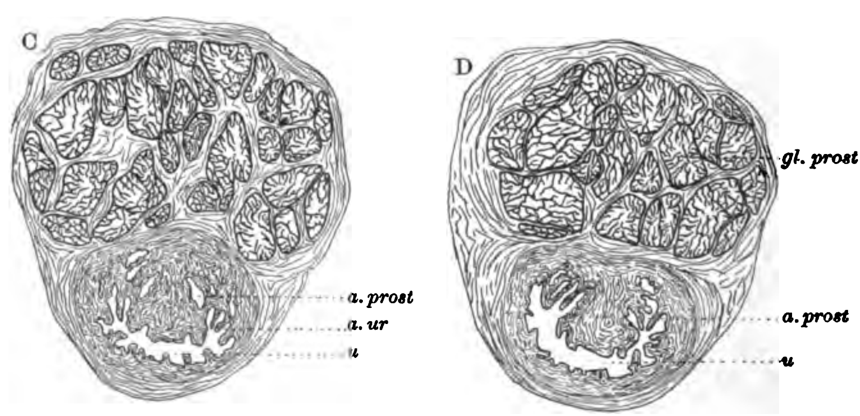


Fig. 8 A—D. Schematische Querschnitte durch die Pars prostatica urethrae von Lepus cuniculus; in proximo-distaler Reihenfolge. A Einmündung (+) der Vasa deferentia in die Samenleiterblase (*v. v. d*); B Colliculus seminalis mit der Mündung der Samenleiterblase (*d*); C Ausmündungen der Glandulae urethrales paraprostaticae in den Canalis urogenitalis; D Ausmündungen der Prostata. *a. prost*, *a. ur* Ausführgänge der Gl. prostaticae resp. Gl. urethrales, *d* Ductus ejaculatorius, *gl. amp*, *gl. prost* Glandulae ampullarum, prostaticae, *u* Urethra, *v. d* Vas deferens, *v. v. d* Vesicula vasorum deferentium.

von geringerem Umfang als die des lateralen Teiles. Das Epithel springt auch in ihnen in mehr oder minder tiefen Falten vor, meist jedoch ohne Taschen abzuschnüren. Die sich in die Falten einschiebenden Bindegewebslamellen sind sehr schmal. — Die Epithelzellen (Fig. 16) besitzen ein grob granuliertes Protoplasma, sind aber meist von einem hellen Rand umgeben und zeigen oft anhaftende, helle, fein gekörnelte Sekretbläschen. Die innere Begrenzung der Zellen ist scharf. Der Kern ist von ovaler Form und liegt meist dem nach dem Lumen gewendeten Zellende genähert. Neben gewissen breiteren Zellen finden sich schmälere dunkle, deren Protoplasmakörper noch mit einem außen anhängenden Sekrettröpfchen zusammenzuhaften scheint (Fig. 16 *c'*). Alle diese Merkmale stimmen mit den von STILLING für das Epithel seiner „Samenblasen" aufgeführten recht gut überein. Auch scheint er ganz ähnliche Sekretionsphänomene beobachtet zu haben (p. 7): „Teile des Protoplasmas lösen sich als hyaline Kugeln ab und gesellen sich zu dem in den Alveolen lagernden Sekrete. Vielfach sieht man solche Kugeln noch durch ein feines Fädchen mit den Zellen zusammenhängen." Das in den Lumina befindliche Sekret zeigt sich grob gekörnelt und nimmt, wie das Protoplasma der Zellen in Orange eine intensive Färbung an.

b) Die übrigen Tubuli der Prostata, die mehr den unteren und lateralen Teil der Drüsenmasse zusammensetzen (Textfig. 8 *gl. prost*), zeichnen sich dadurch aus, daß auf Querschnitten ihr Epithel nicht nur in hohen Falten erhoben, sondern in dünnen Doppelblättchen von Wand zu Wand ausgespannt erscheint. So wird das Hauptlumen in zahlreiche kleinere, ohne nennenswertes Zwischengewebe aneinander gelegte Alveolen zerlegt. Die Epithelzellen (Fig. 27) sind hoch-cylindrisch, dicht aneinander gedrängt. Das Protoplasma zeigt eine grobe Granulierung, es wird von Orange leuchtend gelb gefärbt. Die Zellgrenzen sind undeutlich, der freie Rand der Zellen ist meist unscharf. Die meist kreisrunden, zuweilen etwas abgeplatteten Kerne liegen in der Basis. Das grobkörnige Sekret enthält größere und kleinere Tröpfchen. Der letztbeschriebene Drüsenteil scheint STILLINGS Prostata zu entsprechen. Die Bedeutung der aufgezählten Unterschiede dürfte schwer zu bestimmen sein; dieselben scheinen mir jedoch nicht tiefgreifendere zu sein, als wie sie etwa auch zwischen dem vorderen und hinteren, resp. inneren und äußeren Teil der Prostata bei Mus und Cavia bestehen, wenngleich sie diesen offenbar nicht ohne weiteres parallel zu setzen sind. So gut wie dort können

wir aber auch bei Lepus die ganze Drüsenmasse als Prostata bezeichnen.

Entwickelung der Prostata. Der drüsige Teil der Prostata nimmt seinen Ursprung vom Epithel der Urethra. Bei einem 6 $^1/_2$ cm messenden Embryo fand ich kurz unterhalb der Mündung der Samenleiterblase zahlreiche von der dorsalen Wand der Harnröhre ausgehende Epithelwucherungen in Gestalt solider, aufwärts verlaufender Zellstränge, die in verschiedener Höhe inserierten. Ich zählte jederseits 6, von denen die 3 oberen sich seitlich um die Samenleiterblase gruppierten, die unteren dagegen sich mehr nach der dorsalen Wand derselben verbreiteten. Diese geben also wohl der eigentlichen Prostata, jene den noch zu beschreibenden paraprostatischen Drüsen den Ursprung. Beim neugeborenen Tier fand ich ebenfalls 12 Epitheleinwucherungen an derselben Stelle, sonderbarerweise aber unsymmetrisch auf beide Seiten verteilt, nämlich 5 auf die linke, 7 auf die rechte Seite. Es zeigten erst die Ausführungsgänge ein deutliches Lumen, dagegen waren die distalen Enden der Zellstränge noch solid. Differenzen im Bau der Anlagen der Prostata und der paraprostatischen Drüsen waren noch nicht zu bemerken.

(Nach der Zahl der Ausführungsgänge der Prostata und der paraprostatischen Drüsen müßte man im ganzen wohl jederseits 7 Epithelzapfen erwarten; doch ist es wohl möglich, daß entweder noch nicht alle zur Anlage gelangt waren, oder ihre Zahl überhaupt nicht konstant ist.) — v. Mihálkovics fand bei 6—7 cm langen Embryonen nur 2 Paare von Epithelsprossen. Die aus ihnen sich entwickelnden Drüsen setzt er wegen ihrer Ausmündung neben dem Samenhügel der Prostata homolog. Er betrachtet sie, da sie ihren Ursprung vom Epithel der Urethra nehmen, als „weiter nichts als stark entwickelte Harnröhrendrüsen“.

Urethraldrüsen[1]). Es wurden bereits die in dem Epithel

---

1) Nach Oudemans (1892) war von Urethraldrüsen im Urogenitalkanal der Nager, außer bei Mus, nichts bekannt. Dagegen finde ich schon bei v. Mihálkovics folgende Angabe: „Diese (die Prostata), sowie die mehr distalwärts liegenden drüsigen Gebilde (die sog. Cowpersche Drüse) sind einzelne Teile jenes Drüsenapparates, der bei männlichen Nagern sehr reichlich in der Nähe der Harnröhre vorhanden ist, und die im allgemeinen sehr stark entwickelte Harnröhrendrüsen repräsentieren. Das betrifft auch die seitlich vom Weberschen Organ gelegenen drüsigen Gebilde, die allgemein als Samenbläschen betrachtet werden.“

der Urethra, des basalen Teiles der Samenleiterblase und der Ausführungsgänge der Prostata sich findenden kleinen, becher- oder schlauchförmigen Schleimdrüsen mehrfach erwähnt. Sie scheinen gewissermaßen das Ausgangsmaterial zu sein, von dem aus durch lokale Vermehrung und in Anpassung an spezifische Aufgaben die verschiedenen Drüsenanhänge des Urogenitalkanales, Prostata und Cowpersche Drüsen, sich divergierend entwickelten. Bei Lepus sind, außer der Prostata, zwei Gruppen von Harnröhrendrüsen zu hoher Individualisierung gelangt, die eine in den 3 der Prostata vorgelagerten Divertikeln (Gl. urethrales paraprostaticae), die andere in der Pars bulbosa urethrae (Gl. Cowperi). Beide Drüsenanlagen zeigen im wesentlichen gleichen Habitus. (Man vergleiche Fig. 19 mit Fig. 25.)

Glandulae urethrales paraprostaticae. Die Lage dieser Drüsen (Fig. 2 *gl.u.p*) wurde schon oben gelegentlich der Besprechung der Prostata bezeichnet. Wie schon dort erwähnt, wurden sie von E. H. Weber (1847) als die eigentlichen Prostatadrüsen von der hinteren Drüsenmasse, den vermeintlichen Samenblasen, geschieden. Leydig (1850) hält beide Drüsen für eine Prostata (s. o.). Neuere Autoren gebrauchten Webers Bezeichnungen im umgekehrten Sinne, derart, daß sie diese vorderen Drüsenschläuche als Samenblasen (resp. Gl. vesiculares) bezeichneten. Entschieden die zutreffendste, aber in der Literatur augenscheinlich ziemlich unbeachtet gebliebene Auffassung ist die von Stilling (1883 und 1885, p. 172), der die paarigen, „in der Höhe der Ampulle des Vas deferens zwischen dieser und den Samenblasen“ gelegenen Drüsen als oberes Paar von Cowperschen Drüsen bezeichnet. Der histologische Bau rechtfertigt diese Bezeichnung vollkommen; da jedoch als Cowpersche Drüse immer nur eine zur Pars bulbosa urethrae gehörige Drüse bezeichnet wird, so möchte ich davon absehen, diesen Namen auch auf die der Prostata vorgelagerte, noch oberhalb derselben in die Urethra mündende Drüse zu übertragen, bezeichne dieselbe vielmehr, in gleichzeitiger Erwägung ihrer Lage und ihres dem der Bulbourethraldrüse entsprechenden Baues, als Glandula urethralis paraprostatica. — Stilling findet, wie bei der Gl. Cowperi, die Ausführungsgänge der Drüsenläppchen mit einem schönen Stäbchenepithel ausgestattet. Bezüglich des Baues der Drüsenbläschen selbst verweist er auf die völlig übereinstimmenden Gl. Cowperi (s. d.).

Die paraprostatischen Drüsen bilden 3 kurze Blindsäcke,

deren weiter innerer Hohlraum von einem zweischichtigen, nicht secernierenden Epithel wie die Ausführungsgänge der Prostata und die Urethra ausgekleidet ist. Sie münden ebenfalls in die letztere, jederseits neben dem Colliculus seminalis, doch etwas höher als die Prostata. Die eigentliche Drüsensubstanz gruppiert sich in Form von Paketen sehr kleiner, eng zusammengewundener Tubuli um die weiten Hohlräume der Blindsäcke. Die oberen Enden der Tubuli sind eng, ein Lumen oft kaum sichtbar. Die Zellen derselben sind hell, hoch-cylindrisch bis pyramidenförmig. Die unteren, Sekretröhren entsprechenden Enden der Tubuli besitzen größeren Umfang, weiteres Lumen, ein aus mehr kubischen und dunkleren Zellen zusammengesetztes Epithel. Letzteres weist die charakteristischen, radiär angeordneten Längsstreifen auf. Sie münden mit weiten Oeffnungen in die weiten zentralen Hohlräume.

Eine Aehnlichkeit dieser Drüsen mit den braunen Inguinaldrüsen im histologischen Bau, wie sie Disselhorst (ich glaube, daß seine Gl. vesiculares meinen Gl. paraprostaticae entsprechen) findet, kann ich nicht bestätigen (vgl. die Figg. 25 u. 31). Dagegen muß ich, im Anschluß an Stilling, nochmals betonen, daß der Bau der Drüse vollkommene Uebereinstimmung mit der Gl. Cowperi zeigt; ich fasse beide darum als Gebilde von gleichem Ursprung (Urethra) und gleicher Funktion auf. Mit dem Samenleiter stehen diese Drüsen weder topographisch noch entwickelungsgeschichtlich in irgendwelcher Beziehung. Die von Oudemans und Disselhorst wiederholt betonte Ansicht, daß die Samenblasen resp. Gl. vesiculares bei keinem Nager in das Vas deferens mündeten, beruht also auf einem Irrtum. Denn einerseits sind, wie im Vorhergehenden gezeigt wurde, die wahren „Samenblasen" des Kaninchens Abkömmlinge der Wolffschen Gänge, münden also auch gemeinsam mit den Samenleitern aus; andererseits sind die, allerdings getrennt von den Samenleitern mündenden, bisher beim Kaninchen als Samenblasen betrachteten Drüsen tatsächlich keine solchen, sondern ein individualisierter Teil der Urethraldrüsen und als solcher den Cowperschen Drüsen am nächsten verwandt.

Glandula Cowperi s. bulbo-urethralis. Leydig (1850) findet die Cowperschen Drüsen des Kaninchens übereinstimmend mit denen der Ratten und Mäuse, betont jedoch, daß die „letzten secernierenden Bläschen kleiner als bei jenen seien". Lereboullet (1851) beschreibt sie als gelappte, aus kleinen Schläuchen zusammengesetzte Drüsen, die 2—3 mm unterhalb des Sphincter

vesicae mit jederseits einem Ausführgang in die Urethra münden. Schneidemühl (1883) rechnet die Drüse „zum Typus der acinösen Organe“. Krause (1884) berichtet über den Ausführgang, derselbe verlaufe eine Strecke weit schräg nach vorn und münde schräg in den Anfang der Pars cavernosa urethrae ein. Er betont, wie Schneidemühl, die Anordnung quergestreifter Muskeln um den Ausführgang der Drüse. Eine sehr eingehende Beschreibung der Drüse gibt Stilling (1885). Er stellt fest, daß sich zwischen die Hauptausführgänge und die Ausführgänge der einzelnen Drüsenläppchen blasenförmige Erweiterungen des ausführenden Apparates einschalten. Sie sind im oberen Teil mit einem einreihigen, radiärgestreiften Epithel ausgekleidet. Der Uebergang zwischen ihnen und den Endstücken wird wie bei den Speicheldrüsen durch besondere Schaltstücke mit niedrigen, langgestreckten Epithelzellen gebildet. Die Drüsenzellen selbst sind pyramidenförmig und enthalten in dem hellen Protoplasma einzelne Körnchen oder Andeutungen eines Fadenwerks. Wichtig sind die Veränderungen nach der Begattung. Das Lumen der Tubuli ist auffallend weit, die Zellen kleiner, mehr von kubischer Gestalt, ihr Protaplasma dunkel und fein granuliert. Helle Acini, wie sie vor der Begattung den Hauptteil der Drüse ausmachen, finden sich nirgends, dagegen im Lumen vieler Kanäle ein körniges Sekret. Es folgt hieraus, daß die Drüse während des Begattungsaktes in starker Tätigkeit sein muß; doch läßt Stilling die physiologische Bedeutung ihres Sekretes — ob zum Schutze der Spermatozoen gegen Reste des Urins oder in Beziehung zur Erektion (Henle) — dahingestellt.

Bezüglich des gröberen Baues finde ich die Drüse aus zahlreichen, ziemlich weiten Schläuchen zusammengesetzt, die sich allerdings präparatorisch schwer isolieren lassen. Sie sind fast völlig in den Musc. bulbocavernosus eingebettet (Fig. 28 *dr.*) und machen sich äußerlich nur als ovale Hervorragungen an der dorsalen Wand des Bulbus urethrae bemerkbar (Fig. 2 *gl. cowp*). Keineswegs bilden sie so wohl isolierte, mit langem Ausführgang versehene Drüsenkörper wie bei den Mäusen. Im Gegensatz zu den genannten Autoren fand ich, vermittelst einer Schnittserie, die Cowperschen Drüsen nicht mit jederseits einem, sondern mit 3 Ausführungsgängen in die Pars bulbosa urethrae einmünden (Fig. 28 *I*, *II*, *III*). Diese Ausführungsgänge verästeln sich distal von ihrer Ausmündungsstelle. Sie besitzen ein zweischichtiges Epithel, ebenso wie die der paraprostatischen Drüsen. Genau wie dort

sind auch sie umgeben von dichten Massen eng aneinander gedrängter Drüsentubuli. Dieselben besitzen gleichen Bau wie die oben beschriebenen; um ein enges Lumen schließen sich große, helle, cylindrische bis pyramidenförmige Zellen zu kleinen Tubuli zusammen, zwischen denen sich weniges Bindegewebe findet. Die Zellen dieser Endstücke zeigen ein helles, feinkörniges Protoplasma, in dem größere und kleinere Sekrettröpfchen suspendiert sind. Kerne oval bis kreisrund, mit deutlichem Nucleolus. Zwischen diesen englumigen Tubuli finden sich weitere Sekretröhren, deren kubisches Epithel im Querschnitt die radiäre Streifung zeigt. Sie münden mit weiter Oeffnung in die zentralen Hohlräume, die die Drüse durchziehen. Wie Leydig, finde auch ich die Endstücke bedeutend kleiner als bei Mus und Cavia.

Was die embryonale Entwickelung der Cowperschen Drüse betrifft, so fand ich bei einem 5 cm langen Embryo etwas oberhalb der Enden der Corpora cavernosa, kurz übereinander, 3 paarige Einwucherungen des Urethralepithels. Sie stellen sämtlich solide Zapfen dar, das mittlere Paar zeigte die größte Ausdehnung. Ein $6^1/_2$ cm langer Embryo zeigte dieselben Verhältnisse. Die mittlere Anlage stellte hier bereits einen langen, gewundenen, von einer kräftigen Muskelhülle umgebenen Strang dar. Merkwürdigerweise fand ich bei einem neugeborenen Kaninchen für die Hauptmasse der Drüse nur einen Ausführungsgang, darunter noch einen, weniger entwickelten Blindschlauch. Es möchte also fast scheinen, als unterliege die Zahl der Ausführgänge individuellen Schwankungen. Hervorzuheben ist, daß die Cowpersche Drüse des Neugeborenen von der definitiven Ausbildung noch weit entfernt war. Von den die weiten Divertikel umgebenden Massen secernierender Tubuli ist noch nichts bemerkbar, Die Drüse kann also auf diesem Stadium unmöglich schon funktionsfähig sein.

Aus allen diesen Angaben geht jedenfalls hervor, daß die Cowpersche Drüse des Kaninchens sich auf einem sehr primitiven Stadium der Ausbildung befindet. Sie stellt tatsächlich weiter nichts dar als eine lokale Anhäufung sog. Urethraldrüsen um besondere Divertikel der Urethra; v. Mihálkovics bezeichnet sie darum auf seiner Abbildung mit Recht einfach als Gl. urethralis. — Die wichtigsten Unterschiede gegenüber der Ausbildung der Cowperschen Drüsen bei Mus und Cavia sind folgende: 1) ihre tiefe Einlagerung in den M. bulbocavernosus; 2) die kleinere, mehr dem Typus der Urethraldrüsen s. str. entsprechende Ausbildung der Tubuli; 3) die mehrfachen Ausführungsgänge (3), die

übrigens ungewöhnlich hoch in der Pars bulbosa urethrae ausmünden; 4) ihre mehrfache embryonale Anlage. Aus letzteren beiden Gründen könnte man an einen direkten Anschluß an die Marsupialier denken, wo sich 3 Cowpersche Drüsenpaare am unteren Ende des Bulbus urethrae finden. Die große Aehnlichkeit mit den Urethraldrüsen, die tiefe Einbettung in den M. bulbocavernosus erinnert dagegen an die entschieden primitivsten Verhältnisse beim Igel, wo die sog. Cowpersche Drüse, ganz innerhalb des M. bulbocavernosus gelegen, mit sehr zahlreichen Oeffnungen in die Urethra mündet.

Vorhautdrüsen, Gl. praeputiales. Als Präputialdrüse wird oft fälschlich die braune Inguinaldrüse aufgefaßt. Krause (1884) beschreibt die letztere als „Gl. praeputialis s. inguinalis“. Diese ist jedoch den Präputialdrüsen anderer Nager nicht homolog. Die wirklichen Vorhautdrüsen des Kaninchens finden sich zuerst erwähnt bei Lereboullet (1844), der sie auch auf seiner Abbildung der Geschlechtsorgane des Kaninchens markiert. „Le prépuce qui entoure le gland est garni, tout autour de son orifice, de très petites glandes sébacées connues sous le nom de glandes préputiales.“ Disselhorst (1897) beschränkt sich auf die Wiedergabe des Befundes von Lereboullet.

Ich finde die Präputialdrüsen beim Männchen in großer Anzahl in das Bindegewebe der Vorhautfalte eingebettet. Sie besitzen den Bau typischer Talgdrüsen, doch von beträchtlich vergrößerten Dimensionen. Sie stellen in ihrer Gesamtheit keine geschlossene Drüsenmasse mit besonderem Ausführgang dar, wie bei den Mäusen, weisen vielmehr einen elementareren Typus der Ausbildung auf. Denn jedes Drüsenbüschel entsteht hier im engen Anschluß an einen zugehörigen Haarbalg. Dementsprechend münden sie zerstreut auf der Oberfläche der Vorhaut aus. Auffallend ist die starke Erweiterung, welche die Haarbälge in ihrem vorderen Teil erfahren haben. Es ist dadurch ein weitlumiges, bindegewebiges Gerüstwerk, ähnlich wie bei den Mäusen, entstanden, dessen Hohlräume wahrscheinlich der Bergung des Sekrets dienen. — In den Acini finden sich Zellen in allen Stadien, vom unversehrten Zustande bis zur fettigen Degeneration. In den Hohlräumen fanden sich Reste von Sekret in Form farbloser Fasern und Flocken.

Die Anlage der Präputialdrüsen entspricht ihrer Natur als vergrößerte Talgdrüsen. Bei einem 5 cm langen Embryo zeigten sich auf dem Praeputium zahlreiche, weiter als die übrigen ent-

wickelte Haaranlagen; die Haarbalgdrüsen waren noch nicht angelegt. Beim Neugeborenen finden sie sich wohlausgebildet, wenngleich noch entsprechend kleiner als beim erwachsenen Tier und ohne die merkwürdige Erweiterung der Haarbälge.

Inguinaldrüsen. JOH. MÜLLER fand in der Inguinalregion der Leporiden bei beiden Geschlechtern zusammengesetzte Drüsenfollikel von 5 Linien Länge und geringerer Breite (Drüsenwerk, 1830, p. 43). Das übelriechende Sekret ergießt sich durch eine einzige Oeffnung in eine haarlose Hautfalte zur Seite des Penis resp. der Clitoris (Fig. 2 *gl. i. t*). LEYDIG (1850, p. 32) hält die von Haaren freien Hautstellen, die sich beim Hasen und Kaninchen jederseits neben dem Penis finden, für homolog den Analsäcken der Carnivoren. Er findet sie mit einem Oberhäutchen ausgekleidet (von gleicher Beschaffenheit wie die Epidermis der Analsäcke); unter diesen findet er „eine kontinuierliche Lage runder Zellen, hierauf Bindegewebe, Kernfasern und Balken glatter Muskeln“. Am Grunde dieser Falte finden sich hier wie dort „zwei ganz verschiedene Arten von Drüsen, deren Sekret sich an der haarlosen Stelle vermischt, und zwar sind es in der Regel 2, hier und da noch mehrere weißgelbliche rundliche Drüsen, deren jede mit einem einfachen Ausführgang mündet. Sie erweisen sich mikroskopisch als ungeheuer entwickelte Talgdrüsen.“ Es bestehen aber Unterschiede hinsichtlich des produzierten Sekrets derart, daß die eine mehr gelbliche Drüse (*B*) ein feinkörniges, erst später größere Fetttropfen bildendes Sekret, die weiße (LEYDIGS Fig. 25 *A*, auf Taf. III seiner Abhandlung) ein „gleich bei seinem ersten Auftreten in den Zellen grobkörniges Sekret liefert“. In letzterer fand sich auch meist ein Haarbüschel. Außer diesen beiden beschreibt LEYDIG noch eine zolllange, gelbliche bis tiefbraune Drüse (*C*) von gelapptem Bau. Die einzelnen Läppchen fanden sich zusammengesetzt aus langen, verzweigten Schläuchen; die Drüse besitzt zahlreiche kleine Ausführgänge. Das cylindrische Epitel der Tubuli enthielt stark gefärbte kleine Fettkügelchen, von denen sich größere auch im Lumen der Schläuche fanden.

DISSELHORST reproduziert eine Abbildung von ST. ANGE, welche nur die letztbeschriebene Drüse (LEYDIGS *C*), nicht aber die beiden vorerwähnten wiedergiebt. Im Text behandelt dieser Autor nur 2 Drüsen, eine ventrale dunkelbraune und eine dorsal von dieser gelegene hell gefärbte Drüse. Dabei widerfährt es ihm allerdings, daß er diese letztere, dem Rectum anliegende Drüse

(LEYDIGS *C*), augenscheinlich mit LEYDIGS *A* + *B* verwechselt, da er einerseits die Angabe LEYDIGS, daß es sich um sehr vergrößerte Talgdrüsen handle, zurückweisen zu müssen glaubt, andererseits sich auch darüber verwundert, daß es ihm nicht möglich war, an dieser Drüse die von LEYDIG für *A* und *B* beschriebene Verschiedenheit des Sekrets zu beobachten. Hingegen verweist DISSELHORST gelegentlich seiner Beschreibung der ventralen, dem Penis seitlich anliegenden braunen Drüse, die tatsächlich LEYDIGS *B* entspricht, auf LEYDIGS Fig. 28, Taf. III, die sich gar nicht auf diese, sondern auf die dorsale Drüse *C* bezieht. Die Drüse *A* LEYDIGS scheint DISSELHORST also übersehen oder vergeblich als einen Teil von *C* gesucht zu haben.

Ich habe Lage und Bau der fraglichen Drüsen durch makroskopische Präparation und auf Schnitten untersucht und kam dabei zu folgenden Resultaten:

Jederseits neben dem Penis senkt sich zwischen diesem und dem Rectum eine unbehaarte, von runzeliger Haut ausgekleidete Tasche ein, die ein gelbliches, stark riechendes Sekret birgt. Die Epidermis ist in dieser Falte stark verdickt, ihre oberen verhornten Schichten bilden die gefaserte Cuticula, deren schon LEYDIG Erwähnung tut. Um jede dieser seitlichen Hauttaschen, deren blinde Enden sich zwischen Penis und Enddarm fast berühren, gruppieren sich je 3 Drüsen, die ich, nach LEYDIGS Vorgang und mit seiner Zeichnung übereinstimmend, auf meinen Figuren (Fig. 2 und 30 als *A [gl. i. s]*, *B [gl. i. t]* und *C [gl. an]* bezeichnet habe.

Die Drüse *B* (Gl. inguinalis tubulosa) liegt zwischen der Hautfalte und dem Penis. Ich fand sie von ziemlich dunkler, brauner Färbung und ovaler, an beiden Enden zugespitzter Gestalt. Sie ergießt ihr Sekret, das durch einen intensiven Geruch ausgezeichnet ist, durch einen einzigen Ausführgang in die erwähnte halbmondförmige Falte (wie schon CUVIER angibt).

Die Drüse (Fig. 31) besitzt einen tubulösen Bau; sie wird von einer dünnen Bindegewebshülle umkleidet, spärliches Bindegewebe findet sich auch zwischen den Tubuli. Letztere besitzen ein mäßig hohes Cylinderepithel; die Zellen zeigen ein meist feinkörniges, dunkel tingiertes Protoplasma, das in manchen Teilen der Drüsen durch größere oder kleinere Sekreteinschlüsse aufgehellt ist. Die Zellen sind nach dem Lumen hin scharf begrenzt. Das Sekret findet sich im Lumen vieler Tubuli in Gestalt größerer und kleinerer Tropfen. Die runden Kerne mit deutlichem

Nucleolus liegen meist in der Basis der Zellen. Doch beobachtete ich sehr zahlreiche in Teilung begriffene Kerne, die sich dann meist im zentralen (dem Lumen zugekehrten) Teil der Zelle vorfanden. Meist stand die Kernspindel senkrecht zur Längsachse der Cylinderzellen, die neuen Kerne rückten dann in tangentialer Richtung auseinander. Ausnahmsweise sah ich die Aequatorialplatte senkrecht zur Längsachse der betreffenden Zelle gestellt.

Die Entwickelung dieser Drüse scheint sehr früh zu beginnen. Bei einem 5 cm langen Embryo fand ich, von der Inguinalfalte ausgehend, mehrere solide zapfenförmige Einwucherungen der Epidermis, die sich bis ins Bindegewebe erstreckten und hier auch schon zum Teil ein deutliches Lumen erkennen ließen. Daselbst fanden sich auch sehr zahlreiche Kernteilungsfiguren. Ein Embryo von $6^1/_2$ cm Länge zeigte den definitiven Bau der Drüse schon deutlicher; sie war bereits von ansehnlicher Größe (Fig. 30 *gl. i. t.*), zerfällt in mehrere durch Bindegewebe getrennte Lappen und mündet mit einem einzigen Ausführgang in die Inguinalfalte. Die aufgeknäuelten Drüsenschläuche zeigen ein einschichtiges Epithel mit kubischen Zellen, die ein mehr oder minder weites Lumen freilassen. Die Zellen besitzen einen großen, bläschenförmigen Kern. Spuren von sekretorischer Tätigkeit vermochte ich noch nicht wahrzunehmen. — Die Entstehung dieser Drüsen aus modifizierten Schweißdrüsen ist mir nach Bau und Entwickelung sehr wahrscheinlich.

Die Drüse *A* (Gl. inguinalis sebacea) findet sich als kleine weißliche Drüsenmasse am oberen Ende der Drüse *B*, dieser dicht anliegend (Fig. 2 *gl. ing. s.*). Sie ist die weißliche Drüse LEYDIGS, die, wie er angibt, von vornherein ein grobkörniges Sekret liefert.

Diese Drüse besitzt alle Eigenschaften einer echten Talgdrüse. Ich fand, wie LEYDIG, im Ausführgang derselben ein Büschel feiner farbloser Härchen, von denen einige bis in ihre isolierten Follikel zu verfolgen waren. Letztere verschmolzen im oberen Teil; an der Verschmelzungsstelle finden sich die Einmündungen der mächtig entwickelten Drüsenacini. Die Zellen der letzteren schließen sich dicht und ohne Lumen aneinander. Sie zeigen ein durch suspendierte Sekrettropfen grob alveolär erscheinendes Protoplasma; in einem weiteren Stadium der sekretorischen Metamorphose zeigen sie sich von hellem Sekret aufgetrieben; endlich finden sie sich in dichtgedrängten Massen, als kernlose, helle Bläschen in den Ausführgängen. Der Haupt-

ausführgang, morphologisch also einem resp. mehreren verschmolzenen Haarbälgen entsprechend, ist wie die inguinale Falte, in die er mündet, von einer hornigen Cuticula ausgekleidet.

Der Habitus dieser Drüse ist dem der Präputialdrüse sehr ähnlich, so daß man sie möglicherweise für Abkömmlinge der letzteren halten könnte. Beauregard (1892) betont die Herkunft der sog. „glandes à parfum“ (Inguinaldrüsen) vom Praeputium.

Die Drüsen *A* und *B* sind es allein, die Leydig für „ungeheuer entwickelte Talgdrüsen“ erklärt. R. Wagner (1834, p. 288), Cuvier (1846) und Krause (1884) halten sie den Präputialdrüsen für sehr analog. Krause betrachtet die weißen Drüsen (*A*) als große Talgdrüsen, die Tubuli des braunen Teiles dagegen als modifizierte Schweißdrüsen, eine Ansicht, der ich mich auf Grund meiner Befunde anschließen mußte. Die entsprechenden Drüsen liefern nach Krause beim Biber das Castoreum.

Analdrüsen, Gl. anales. Die von Leydig mit *C* bezeichnete Drüse glaube ich, mit Krause, als eigentliche Analdrüse betrachten und scharf von den eben beschriebenen Inguinaldrüsen sondern zu müssen. Ihre Aufgabe steht vermutlich in gar keiner Beziehung zur Geschlechtstätigkeit, sondern, wie Krause angibt, nur zu dem Geschäft der Kotentleerung. In betreff des Bibers macht schon Joh. Müller darauf aufmerksam, daß man die großen, sackförmigen Analdrüsen wohl von den Bibergeildrüsen zu unterscheiden habe. Letzteren sind beim Kaninchen die sog. Inguinaldrüsen homolog; die Analdrüsen finden sich auch hier als zwei sackförmige, von einer kräftigen Hülle aus quergestreiften Muskelfasern umhüllte Körper, die jederseits dem Rectum anliegen, kurz vor dem After jedoch auf dessen ventraler Seite aneinander stoßen. Von der Muskelhülle befreit, zeigt die Drüsenmasse einen gelappten Bau; sie ist von lichtbrauner Färbung. Die größeren Drüsenlappen sind durch Muskelstränge, die kleineren durch Bindegewebszüge getrennt. Man findet sie zusammengesetzt aus äußerst zahlreichen, stark gewundenen verästelten Drüsentubuli, zwischen die sich spärliches Bindegewebe einschiebt. Die Drüse mündet, wie schon Leydig angibt, mit zahlreichen, kleinen, schwer sichtbar zu machenden Oeffnungen an die Hautoberfläche.

Die Tubuli besitzen ein ziemlich hohes, einschichtiges Cylinderepithel. Der Kern liegt gewöhnlich in der Basis der Zellen. Das blaß gefärbte Protoplasma zeigt eine grobkörnige Struktur, hervorgerufen durch zahlreiche in demselben suspendierte größere und kleinere Sekrettröpfchen. In der Umgebung des Kernes scheinen

diese zu größeren, hellen Vakuolen zusammenzufließen; die in der Zelle aufgespeicherte Sekretmenge kann so sehr zunehmen, daß einzelne von der hellen, stark lichtbrechenden Flüssigkeit sehr stark bläschenförmig aufgetrieben erscheinen. Disselhorst, der auch solche Zellen beobachtete, gibt an, daß sie zur Richtung der normalen Epithelzellen senkrecht ständen. Ich fand sie in gleicher Reihe mit den Epithelzellen, nur übertrafen sie diese bisweilen an Breite. Eher scheint diese Orientierung für gewisse Zellen zu gelten, die ich nach einwärts aus dem Epithel herausgerückt und demselben flach anliegend fand (Fig. 32). Dieselben zeigten stets Kernteilungsfiguren. — Das nicht sehr reichlich in den Schläuchen sich findende Sekret besteht aus blassen Fettkügelchen; zellige Reste scheint es nicht zu enthalten.

Entwickelung. Bei einem Embryo von 5 cm Länge stellen die Anlagen der Analdrüsen meist solide Epidermiseinwucherungen, teils aber schon verzweigte Tubuli mit deutlichem Lumen dar. Bei Embryonen von $6^1/_2$ cm Länge fanden sie sich schon weit entwickelt, im Habitus dem braunen Teil der Inguinaldrüsen ähnlich (Fig. 30 *gl. an*). Sie besitzen, wie diese, ein einschichtiges kubisches Epithel. Ob auch für die Analdrüsen die Ableitung von Schweißdrüsen zulässig ist, konnte ich nicht sicher entscheiden; doch halte ich es für sehr wahrscheinlich,

Erinaceus europaeus, Igel.

Die accessorischen Genitaldrüsen des männlichen Igels sind, nach Lage, Gestalt und feinerer Struktur, schon seit langer Zeit ziemlich gut bekannt. Doch findet sich, besonders in der älteren Literatur, eine überraschende Unklarheit über den morphologischen Charakter der einzelnen drüsigen Organe. Demzufolge findet man dieselben bei den Autoren unter den verschiedensten Bezeichnungen aufgeführt. Schon den älteren Untersuchern waren die großen Pakete gewundener Schläuche, die der Harnblase rückwärtig anliegen (Fig. 5 und 6) aufgefallen, ebenso waren das obere und untere Paar von Bündeln kurzer paralleler Blindschläuche, die dem Bulbus urethrae oben und in der Mitte ansitzen (Fig. 5 und 6), oft beschrieben und abgebildet worden. Von allen Autoren vor Leydig (1850) wurde das unterste der erwähnten Drüsenpaare als Gl. Cowperi aufgefaßt (Joh. Müller, 1830; R. Wagner, 1834; C. G. Carus, 1840; M. Seubert, 1841; Cuvier, 1846). Bezüglich

der oberen Drüsenmasse gingen die Meinungen sehr auseinander. JOH. MÜLLER, CARUS, SEUBERT u. a. betrachten das vor dem Hals der Harnblase gelegene Drüsenpaar (Fig. 5 *gl. prost. II*) als Prostata; CUVIER nennt außerdem auch die große hintere Drüsenmasse ebenso. G. R. TREVIRANUS (1839) dagegen bezeichnet alle drei Drüsenmassen als Samenblasen (obere, mittlere und untere S.).

Von Wichtigkeit war die Entdeckung LEYDIGS (1850), daß innerhalb des Musc. bulbourethralis, zwischen diesem und dem Epithel der Urethra, eine ansehnliche Drüsenmasse eingelagert ist, die von den früheren Autoren übersehen worden war. LEYDIG erkannte sie, ihrem histologischen Bau nach, als den Glandulae Cowperi homolog und wies nach, daß das bisher für eine solche gehaltene Drüsenpaar (Fig. 5, 6 *gl. prost. III*) nicht nur (wie schon CUVIER [1846, p. 172] bemerkt hatte) im Bau große Aehnlichkeit mit der Prostata habe, sondern mit vollem Recht zu diesem Drüsentypus zu rechnen sei. Er unterschied demnach, außer den Gl. Cowperi, beim Igel ein oberes und ein unteres Paar prostatischer Drüsen und trennte davon die hinter der Harnblase gelegenen Drüsenmassen als Samenblasen. LEYDIGS Nomenklatur wurde von den meisten neueren Autoren übernommen. OUDEMANS (1892) und entsprechend DISSELHORST (1897) gebrauchen statt der schon lange als irrtümlich erkannten Bezeichnung Vesiculae seminales den Namen Gl. vesiculares. Nach meinen Befunden sind sie jedoch den von OUDEMANS als Gl. vesiculares bezeichneten Gebilden der übrigen Säuger nicht homolog; ich beschreibe sie als Prostata I (Fig. 5 und 6 *gl. prost. I*).

Zur Morphologie des Canalis urogenitalis. Die Einmündungsweise der Vasa deferentia und der accessorischen Drüsen in den Urogenitalkanal ist beim Igel eine so merkwürdige, daß dieser Punkt wohl einer besonderen kurzen Erörterung bedarf. Bei dieser Gelegenheit müssen wir auch zu dem Versuch einiger Forscher, gewisse Teile des männlichen Genitalapparates der Insektivoren mit solchen des weiblichen zu homologisieren, Stellung nehmen. — LEUCKART (1847, p. 253 ff.) beschrieb als Vagina masculina des Igels einen selbständig am oberen Ende der Harnröhre beginnenden, von dieser durch eine quere Scheidewand getrennten „ansehnlichen, höhlenförmigen Raum, der blind geendigt ist und nach unten sich verengt“. Die Harnröhre läuft vor demselben eine Strecke weit parallel abwärts und mündet endlich mit einer die Scheidewand durchbrechenden Längsspalte

in die „Vagina masculina“. Weiter oben als die Oeffnung der Urethra finden sich auf der ventralen Wand der Vagina zunächst die beiden Mündungen der Samenleiter, darüber jederseits auf einer vorspringenden Papille die 3—4 Oeffnungen der Prostata (I), zu oberst endlich jederseits eine Oeffnung der Prostata III (von LEUCKART als Gl. Cowp. bezeichnet). OUDEMANS (1892) stellte die Ausmünduugsstellen der Drüsen vermittelst einer Schnittserie [1]) genauer fest; er fand, von den Ausführgängen der Gl. Cowperi abgesehen, auf und neben dem Verumontanum 15 Oeffnungen. Zu unterst median die der Urethra, darüber die seiner „oberen Prostata“, die von LEUCKART übersehen wurden, nächstdem die Mündungen der Vasa deferentia, darauf links 3, rechts 4 Oeffnungen seiner Gl. vesiculares (von LEUCKART für die der Prostata gehalten); endlich ganz oben: rechts eine, links 2 Oeffnungen der unteren Prostata (III). Wie OUDEMANS, so schließt sich auch DISSELHORST (1897) der Ansicht LEUCKARTS an, daß die blindsackartige proximale Verlängerung des Urogenitalkanales, welche alle die aufgezählten Kanäle aufnimmt, als Rudiment einer männlichen Vagina aufzufassen sei. LEUCKART führte für seine Auffassung an, daß dieser Blindsack durch die Einmündung der Vasa deferentia (WOLFFsche Gänge) und der „COWPERschen Drüsen“ als Vagina (masculina) charakterisiert sei. Da aber wahrscheinlich auch beim Igel die WOLFFschen Gänge unabhängig von den MÜLLERschen Gängen, die doch nur einer eigentlichen Vagina den Ursprung geben könnten, in den Canalis (resp. Sinus) urogenitalis münden, und da ferner LEUCKART das unterste Prostatapaar irrtümlich für eine COWPERsche Drüse nahm, so werden diese Argumente hinfällig. Neue, welche dafür sprechen, daß dieser Blindsack ein Rudiment der MÜLLERschen Gänge, also ein wirkliches Gegenstück einer Vagina sei, sind, soweit mir bekannt, nicht beigebracht worden. Ich sehe auch, nach dem anatomischen Befund, keine Veranlassung, den beschriebenen Blindsack für etwas anderes als einen Teil des Canalis urogenitalis zu halten, dessen gerade Fortsetzung er bildet.

An der ventralen Wand des Canalis urogenitalis finde ich eine längliche Hervorragung, auf welcher zu unterst die Urethra, kurz

1) OUDEMANS gibt eine Reihe von Querschnittbildern und mehrere schematische Abbildungen, so daß ich, da meine Befunde sich im wesentlichen mit den seinigen decken, auf eine bildliche Darstellung der betreffenden Verhältnisse verzichten zu dürfen glaube.

darüber die Ausführungsgänge der Prostata II, dann, am meisten median, die Vasa deferentia und seitlich von diesen die Ausführungsgänge (jederseits 4) der Prostata I ausmünden. Zu oberst endlich mündet mit jederseits einer Oeffnung die Prostata III. Die Reihenfolge stimmt mit den Befunden von OUDEMANS vollkommen überein; nur kann ich das merkwürdige Verhalten nicht bestätigen, daß die Prostata III rechts mit einem, links mit 2, die Prostata I entsprechend links mit 3, rechts mit 4 Oeffnungen ausmünde.

Ich möchte die ganze quere Scheidewand, die den Blindsack von der Urethra s. str. trennt, für homolog dem Colliculus seminalis halten. Vermutlich haben wir es bei den Insektivoren mit primitiveren Verhältnissen zu tun als bei den übrigen Säugern, indem hier die Trennung von Canalis urogenitalis und Urethra s. str. am schärfsten ausgeprägt ist. Angaben über diese Verhältnisse bei den Marsupialiern waren mir nicht zugänglich.

Prostata, Gl. prostatica (inkl. Gl. vesiculares OUDEMANS). (Der Samenleiter scheint bei allen Insektivoren weder eine drüsige Ampulle, noch Samenleiterblasen zu besitzen. Ob auch beim Igel, wie beim Maulwurf, der Nebenhoden eine hervorragende sekretorische Rolle spielt, habe ich nicht untersucht.) Die sog. Samenblasen oder Gl. vesiculares münden, wie schon LEUCKART (1847) und OUDEMANS (1892) übereinstimmend angeben, und wie auch ich bestätigen kann, getrennt vom Vas deferens, oberhalb desselben mit mehreren Oeffnungen in den Canalis urogenitalis. Ihrem Bau nach wüßte ich sie auch mit den Samenleiterblasen keines zweiten Säugetieres zu vergleichen. Mit dem Vorbehalt, daß nicht eine entwickelungsgeschichtliche Untersuchung, zu der mir gegenwärtig kein Material zur Verfügung steht, wider Erwarten das Gegenteil lehrt, halte ich diese sog. Samenblasen also für keine dem Samenleiter zugehörigen Drüsen, sondern für Drüsenanhänge des Urogenitalkanales, wie die Prostata. Ich bezeichne sie infolgedessen als Prostata I, die beiden von LEYDIG als obere und untere Prostata bezeichneten Drüsenpaare als Prostata II und III.

Prostata I (Vesiculae seminales autorum, Gl. vesiculares OUDEMANS). Schon PRÉVOST und DUMAS (1824) hatten festgestellt, daß dies Organ der Absonderung eines spezifischen Sekretes, nicht der Aufspeicherung des Samens diene. Demgegenüber bemerkt TREVIRANUS (1839), daß er im August im Saft der sog. Samenblase lebende Spermatozoen gefunden habe, was aber LEYDIG

(1850) geradezu für Täuschung erklärt. LEYDIG vermeidet den Namen „Samenblase“ ganz und beschreibt das betreffende Organ als ein Paket gewundener und verästelter Drüsenschläuche, deren jeder mit eigener Ringmuskelschicht versehen ist. Die ganze Drüsenmasse fand er in eine bindegewebige Hülle eingeschlossen, die aber, besonders gegen die Ausführgänge hin, reich an glatten Muskeln ist. Auch OUDEMANS (1892) erklärt die Drüsenschläuche für verästelt. Dagegen betont DISSELHORST (1897), daß die Tubuli sich nie verzweigen; auch bestreitet er die Anwesenheit muskulöser Elemente in der die Drüsen einschließenden bindegewebigen Kapsel. — Das Drüsenepithel wird von den Autoren, je nach dem Zustande, in dem sich die zur Untersuchung verwendeten Tiere befunden hatten, bald als niedrig und glatt, bald als in Büscheln über der in regelmäßigen Falten erhobenen Propria angeordnet (zur Brunstzeit) beschrieben.

Die Drüsenpakete, aus langen, geschlängelten, sich nach oben hin verjüngenden Schläuchen bestehend, lassen sich jederseits in mehrere (4) kleinere Bündel sondern. Sie sind von einer gemeinsamen bindegewebigen Hülle umgeben, die mir zahlreiche glatte Muskelfasern zu enthalten schien.

Bei Tieren auf der Höhe der Geschlechtstätigkeit sind die Tubuli ziemlich weit; sie besitzen eine ziemlich dünne Muskelschicht aus meist zirkulär verlaufenden Fasern. Das Epithel steht auf einer deutlichen Propria, die Zellen sind hoch-cylinderförmig, die Kerne lang-oval; das Protoplasma zeigt sich meist grob granuliert, besonders im nach innen gekehrten Teil von Sekrettröpfchen durchsetzt. Der innere Rand der Zellen war oft aufgefasert oder lappig. Bisweilen scheinen Zellen bei dem Absonderungsprozeß mit zu Grunde zu gehen. Im untersten Teil der Tubuli ist das Cylinderepithel niedrig, die Zellgrenzen sind undeutlich, die Kerne kreisrund.

Bei einem im September getöteten Tiere war das Epithel der Tubuli niedrig, die Zellen klein, kubisch, fast ganz von dem großen kreisrunden Kern ausgefüllt. Das Lumen der Schläuche war eng, die Muskelhülle entsprechend dicker.

Das Sekret fand sich bei ersterem Tier in Form von vieleckigen, blassen, fast hyalinen Ballen. Oft sieht man den Epithelzellen hyaline Tröpfchen anhaften (wie in der Prostata von Lepus). CAMUS und GLEY (1899) finden, daß das Sekret dieser Drüse (bei ihnen „vésicule seminale“) unter der Einwirkung geringer Mengen des Sekrets des Prostata II gerinnt. Sie betrachten diesen Vor-

gang (analog der Koagulierung des Samenleiterblasensekrets durch das der Prostata beim Meerschweinchen) als die Wirkung eines im Prostatasekret enthaltenen Ferments. Es scheint also, als ob die Prostata I des Igels, wenn auch nicht morphologisch, so doch funktionell den Samenleiterblasen der Nager entspricht. Von der Bildung eines Vaginalpfropfes bei Insektivoren ist mir allerdings nichts bekannt geworden.

Prostata II und III. Die Drüsen münden mit je einem Ausführgang in die Urethra. Sie bestehen aus Büscheln von kleineren, wenig gekrümmten, parallel oder fächerförmig angeordneten Drüsenblindschläuchen. Das obere Paar (II) liegt unmittelbar dem Blasenhals an; das untere (III) liegt bei geschlechtsreifen Tieren außerhalb des Beckens an der Stelle, wo man bei anderen Tieren die Cowperschen Drüsen zu finden pflegt. Im Bau stimmen beide Drüsenpaare überein. Die Tubuli besitzen wiederum eine zirkuläre glatte Muskelschicht. Das Epithel springt in tief einragenden Leisten ins Lumen vor. Disselhorst (1897) und Walker (1899) finden die Wand von einem Geflecht glatter Muskelfasern durchsetzt. Größere Gruppen von Schläuchen sind wiederum von gemeinsamen breiten Muskelzügen umfaßt. Disselhorst findet das Drüsenepithel zweischichtig, aus einer inneren Lage hoher, schmaler und einer äußeren niedriger Zellen bestehend. Walker beschreibt nur cylindrische Zellen mit grob granuliertem Protoplasma und unregelmäßigem, nicht deutlich begrenztem freien Rand. Im untersten Prostatapaar (III) findet Disselhorst Herde lymphadenoiden Gewebes; auch findet er dort höhere Cylinderzellen. Im Ausführgang beobachtet er ein 6—7-schichtiges Epithel, dessen Zellen Quellungserscheinungen zeigen und sich massenhaft loslösen. Er vergleicht diesen Vorgang mit analogen Erscheinungen in den Afterdrüsen des Maulwurfs und der Ratte.

Ich finde bei einem im Juni getöteten Tier ein einreihiges Epithel, das in schmalen Falten ins Lumen vorspringt. Zwischen den schmalen Cylinderzellen mit dunkel gekörneltem Protoplasma finden sich blasig aufgetriebene. Das intertubuläre Gewebe ist spärlich, da die Tubuli einander mit den Muskelhüllen fast berühren. Außerhalb der Brunstzeit finde ich die Tubuli enger, während die Muskulatur derselben entsprechend dicker erscheint. Um eine innerste dichtgedrängte Kernlage gruppiert sich eine Masse heller polygonaler Zellen, wodurch das Epithel ein mehrschichtiges Aussehen gewinnt. Breite, größere Gruppen von

Blindschläuchen umfassende Muskelzüge beobachtete ich nicht. Die ganze Drüse fand ich in eine bindegewebige Hülle eingeschlossen. — Von dem eigentümlichen Sekretionsvorgang, den Disselhorst aus dem Hauptausführgang des untersten Drüsenpaares beschreibt, vermochte ich mich nicht zu überzeugen. Das Sekret bestand aus stark lichtbrechenden, in Orange sich intensiv färbenden Körnchen, zwischen denen sich allerdings zahlreiche, in Hämatoxylin noch ziemlich dunkel gefärbte Kerne fanden.

Wie wir gesehen haben, sind die Unterschiede im Bau der verschiedenen Teile der Prostata nicht sehr bedeutende. Daß zwischen der Prostata I einerseits und der Prostata II und III andererseits funktionelle Verschiedenheiten bestehen, ist nichtsdestoweniger wahrscheinlich.

Cowpersche Drüse (Gl. Cowperi s. bulbo-urethralis). Wie oben erwähnt, wurde vor Leydigs Entdeckung der wahren Gl. Cowperi (1850) meist das unterste Prostatapaar (III), das ja ebenfalls dem Bulbus urethrae anzusitzen scheint, fälschlich für die Cowperschen Drüsen gehalten. Leydig fand dieselben als „schmale, rötlich-gelbe, dicht beisammen liegende Körper", das untere vordere Ende des muskulösen Teiles der Harnröhre einnehmend und unmittelbar in das Bündel des M. urethralis eingebettet. Die secernierenden Elemente der Drüse beschreibt Leydig als „rundliche Bläschen"; zwischen ihnen ziehen sich Balken glatter Muskulatur hin. Oudemans (1892) stellte fest, daß die Gl. Cowperi mit zahlreichen Oeffnungen in die Urethra münden. Disselhorst (1897) bemerkt mit Recht, daß nach der von Oudemans eingeführten Nomenklatur diese Drüsen wegen ihrer Lage innerhalb des M. urethralis konsequent als Urethraldrüsen bezeichnet werden müßten. Auf die zwischen den Gl. urethrales und den Gl. Cowperi bestehenden Beziehungen wurde schon gelegentlich der Beschreibung dieser Drüsen bei den Nagern mehrfach aufmerksam gemacht. Wenngleich wir die Cowperschen Drüsen beim Igel nicht in der typischen Form — mit längerem Ausführgang und selbständiger quergestreifter Muskelhülle — sondern noch in einem sehr primitiven, an die Urethraldrüsen der Mäuse erinnernden Ausbildungszustande antreffen, so können wir ihnen den an sich völlig zutreffenden Namen Gl. bulbo-urethrales (= Gl. Cowperi) doch nicht vorenthalten.

Die Cowperschen Drüsen sind eine Drüsenmasse von ovalem Querschnitt, der sich jederseits unter dem M. urethralis vom Crus penis bis zur Einmündungsstelle der Urethra s. str. erstreckt.

Ueber den feineren Bau derselben findet sich das Wichtigste bei DISSELHORST (1897). Ich kann noch hinzufügen, daß die Ausführungsgänge wie gewöhnlich lakunär erweitert erscheinen. Sie sind von einem zweischichtigen Epithel, mit einer inneren Lage von cylinderförmigen und einer äußeren von kubischen Zellen ausgekleidet. Deutliche Schaltstücke und Sekretröhren vermochte ich nicht zu konstatieren. Die Endstücke sind, ähnlich wie beim Kaninchen, von sehr geringer Größe. Sie scheinen mir meist von tubulösem Bau. Um das enge Lumen gruppieren sich große helle Zellen, deren Kerne der Basis angedrückt sind. Daneben finden sich aber nicht wenige Drüsenbläschen mit ziemlich weitem Lumen, deren Wand aus kubischen Zellen mit kreisrunden Kernen gebildet ist. Wie mir STILLINGS (1885) Befunde an der Gl. Cowperi des Kaninchens wahrscheinlich machen, entsprechen sie sekretleeren Endstücken.

Im übrigen habe ich das Vorkommen von Urethraldrüsen beim Igel nicht beobachtet.

Von dem enorm entwickelten Talgdrüsenapparat, den wir bei Talpa finden, ist beim Igel wenig zu bemerken. Eigentliche Präputial- und Analdrüsen fehlen[1]).

Talpa europaea, Maulwurf.

Es schien mir besonders wünschenswert, die Angaben über die Ausmündung der Vasa deferentia und der accessorischen Drüsen, sowie über das Vorhandensein einer Vagina masculina einer Nachprüfung zu unterziehen. Die Histologie der Drüsen selbst ist auch in unserer Zeit Gegenstand wiederholter Untersuchungen gewesen, so daß ich keinen großen Wert darauf legen zu müssen glaubte, meine Beobachtungen hierüber, die an einigen

1) Ich darf hier vielleicht darauf aufmerksam machen, daß die in vielen Lehrbüchern (z. B. WIEDERSHEIMS „Vergl. Anatomie“) verbreitete Abbildung des Urogenitalapparates des Igels in einigen wesentlichen Punkten unrichtig ist. Die mächtigen abgebildeten Präputialdrüsen sind in Wirklichkeit überhaupt nicht vorhanden; dagegen fehlt in der Figur das unterste Prostatapaar. Der Habitus der COWPERschen Drüse, der Prostata und der sog. Samenblasen ist durchaus nicht richtig wiedergegeben. Die Figur würde nicht übel auf einen Nager (Hamster, Ratte?) passen, sicher aber nicht auf den Igel.

nicht auf der Höhe der Geschlechtstätigkeit stehenden Männchen gemacht wurden, an günstigeren Exemplaren zu vervollständigen.

Zur Morphologie des Canalis urogenitalis. Leuckart (1847, p. 257 ff.) fand den Sinus urogenitalis des Maulwurfs zu einer geräumigen Höhle erweitert. In deren oberes blindes Ende ragt das Veru montanum in Gestalt eines kleinen Wärzchens hinein, auf welch letzterem dicht nebeneinander die Ausmündungsstelle der Vasa deferentia und seitwärts davon die der Prostata sich befinden. Von dem Wärzchen überdeckt wird die kleine Mündung der Harnröhre. Leuckart homologisiert den ganzen oberen erweiterten Teil des Urogenitalkanals, nicht nur dessen blindes, von der Urethra getrenntes Ende, der männlichen Scheide des Igels. Den einzigen Unterschied gegenüber dem Befunde beim Igel findet dieser Forscher „in der relativen Lageverschiedenheit des Orificium urethrae, wovon es übrigens abhängt, ob man den betreffenden Raum als isolierten, von dem eigentlichen Canalis urogenitalis (anatomisch) verschiedenen Abschnitt auffassen kann oder nicht. Bei Erinaceus sehen wir darin einen eigenen Sinus genitalis, während wir bei Talpa denselben Teil nur für eine obere Erweiterung deß Canalis urogenitalis halten können. Eine morphologische Differenz indessen wird hierdurch keineswegs bedingt. Wissen wir doch, daß auch bei den weiblichen Säugetieren die Vagina nur der weiter entwickelte obere Abschnitt des Canalis urogenitalis ist, der nur deshalb anatomisch als selbständiges Gebilde erscheint, weil allmählich aus ihm die Harnröhre immer weiter nach außen herabgerückt ist.“ — Ich zitierte die ganze Stelle wörtlich, um zu zeigen, daß Leuckarts Ausführungen sich auf eine jetzt veraltete Anschauung von der Entstehung der weiblichen Vagina stützen. Leuckart selbst hat ja wenige Jahre später unsere Kenntnisse von der Entwickelung der weiblichen Geschlechtsorgane in diesem Punkte berichtigen helfen. Um so auffallender ist es, daß die neueren Autoren die vor mehr als einem halben Jahrhundert aufgestellte Ansicht Leuckarts ohne eingehende Prüfung übernehmen.

Ich finde Lage und Bau des Veru montanum den Verhältnissen beim Igel sehr ähnlich. Der Canalis urogenitalis setzt sich wie dort oberhalb der Einmündung der Urethra s. str. ein Stück weit als geräumiger Kanal von halbmondförmigem Querschnitt (Textfig. 9 A *c. ug'*) nach oben fort. Er ist bis zu seinem oberen blinden Ende von einem Corpus spongiosum umgeben. Die quere Scheidewand, welche den Blindsack von der Urethra trennt, setzt

sich nach unten hin in ein frei in den Canalis urogenitalis hinabragendes Zäpfchen fort, auf dessen ventraler (vorderer) Seite die Vasa deferentia ausmünden. Etwas höher, wo die Urethra bereits völlig von dem Blindsack getrennt verläuft, münden auf ihrer ventralen Wand, den Ausmündungsstellen der Samenleiter gegenüber, die prostatischen Drüsen mit jederseits 2 Ausführungsgängen (sämtlich in gleicher Höhe) aus (Textfig. 9 A *prost*). Es

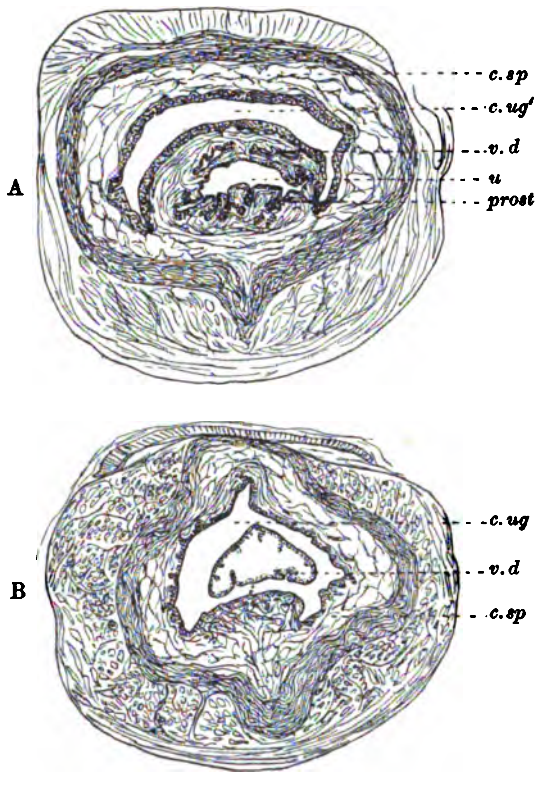


Fig. 9 A und B. Querschnitte durch den Canalis urogenitalis von Talpa europaea, A auf der Höhe der Prostatamündungen; B auf der Höhe der Samenleitermündungen. *c.sp* Corpus spongiosum, *c.ug* Canalis urogenitalis, *c.ug'* terminaler Blindsack des Canalis urogenitalis, *d* Ductus ejaculatorius, *prost* Mündungen der Ausführungsgänge der Prostata in die Urethra, *u* Urethra s. str., *v.d* Vas deferens.

münden also, wie hieraus hervorgeht, die Samenleiter nicht in einen besonderen Canalis genitalis, auch nicht in den blinden Fortsatz des Canalis urogenitalis. Diesen letzteren kann man sich, in ähnlicher Weise wie die beiden seitlichen blinden Taschen bei den Mäusen, entstanden denken durch das tiefe Herabwachsen des Colliculus seminalis und seine Vereinigung mit der gegenüberliegenden Harnröhrenwand.

Angaben über das Verhalten der Müllerschen Gänge bei der Entwickelung des männlichen Genitalapparats des Maulwurfs ver-

mochte ich nicht aufzufinden. Doch scheint es mir außer Zweifel, daß hier sich keine Reste der MÜLLERschen Gänge als Uterus masculinus erhalten (ebensowenig wie beim erwachsenen Igel).

Drüsen der Samenleiter. Die Samenleiter des Maulwurfs erklärte LEYDIG (1850) für drüsenfrei. Nur bei DISSELHORST (1897) findet sich die Beschreibung und Abbildung eines Organs, über dessen Zugehörigkeit zu den accessorischen Genitaldrüsen man vielleicht im Zweifel sein könnte, das jedoch funktionell möglicherweise eine oder die andere der dem Samenleiter meist anhangenden Drüsen ersetzt. Nach DISSELHORST senkt sich der aus dem Schwanze des Nebenhodens hervorgehende Samenleiter in eine voluminöse Tasche mit einer Wandung aus quergestreiften Muskeln ein. In dieser Tasche knäuelt sich der Samenleiter in zahlreichen weiteren und engeren Windungen auf, die mit einem in lebhafter sekretorischer Tätigkeit begriffenen Epithel ausgekleidet sind. Da DISSELHORST sämtliche Schlingen mit Sperma erfüllt fand, so bezeichnet er das Organ als Receptaculum seminis (ein Name, der, meines Wissens, im allgemeinen nur für Samenbehälter weiblicher Tiere üblich ist).

Soweit ich mir nach meinen Befunden ein Urteil erlauben darf, handelt es sich um einen Teil des sehr groß entwickelten Nebenhodens. So hat auch LEYDIG (1850, p. 8) die, wie es scheint und wie auch DISSELHORST betont, ähnlichen Verhältnisse bei den Fledermäusen aufgefaßt. Da ich bei den übrigen Tieren nicht auf die Sekretionsvorgänge im Nebenhoden eingegangen bin, so legte ich auch auf dieses Vorkommen kein sehr großes Gewicht. Ich sah das Epithel der Nebenhodenschlingen nirgends in sekretorischer Tätigkeit. Eine Hülle aus animaler Muskulatur, in verschieden gerichteten Strängen angeordnet, kam nicht nur diesem Teil des Nebenhodens zu, sondern umschloß den ganzen unteren Teil des Hodens mit dem Nebenhoden und dem Samenleiter. — Ob die starke Vergrößerung des Nebenhodens mehr sekretorischen Zwecken oder mehr der Samenspeicherung dient, muß ich also dahingestellt lassen.

Prostata, Gl. prostatica. Am mächtigsten von den accessorischen Genitaldrüsen des Maulwurfs ist ein dem Hals der Harnblase vorgelagertes Büschel von Drüsenschläuchen entwickelt. Von einigen Autoren (MECKEL, 1848; CUVIER, 1846) wurden die Drüsen als Samenblasen, meist dagegen (JOH. MÜLLER, 1830; LEYDIG, 1850; OUDEMANS, 1892; DISSELHORST, 1897) als Prostata gedeutet. LEYDIG (p. 12) beschrieb sie als Bündel reich ver-

ästelter Drüsenröhren mit gefaltetem Epithel und schön entwickelter glatter Muskelwandung. Oudemans betont, daß sie im Frühjahr sich größer finden als im Herbst. Die Ausmündung der Drüsen hatte Meckel irrtümlich im Vas deferens gefunden, was auch seine Auffassung derselben als Samenblasen erklärt. Oudemans und Disselhorst geben an, daß die Drüsenbüschel, jederseits in einen Ausführgang vereinigt, neben den Samenleitern ausmünden.

Was zunächst letztere Angaben betrifft, so ist oben schon hervorgehoben worden, daß, wie mir Schnitte durch den betreffenden Teil des Urogenitalkanals (Textfig. 9 *prost*) zeigen, sich jederseits 2 Ausführungsgänge der Prostata vorfinden, die jederseits in den Winkeln des dorsiventral abgeplatteten Urethralkanals gegenüber den Samenleitern ausmünden. Das Lumen des inneren Paares von Ausführgängen finde ich durch Faltungen fast ganz verdrängt; das des äußeren Paares dagegen weit offenstehend. Wenn auch dieser Befund nur ein zufälliger wäre, so ist doch wohl die Vermutung berechtigt, daß die den einzelnen Ausführgängen angehörigen Drüsenteile sich auch der Funktion nach verschieden verhalten. Die histologischen Befunde gaben mir hierüber keinen sicheren Aufschluß, da die Drüse bei dem von mir untersuchten Exemplar, das entweder noch zu jung oder wenigstens nicht in brünstigem Zustande war, sich äußerst schwach entwickelt zeigte. Disselhorst, der ziemlich eingehende Angaben über den feineren Bau der Drüse macht, scheint keine Verschiedenheit zwischen dem äußeren und dem inneren Teil der Drüse aufgefallen zu sein. Mir scheinen die äußeren Drüsenschläuche sich durch ein glattes Epithel von den inneren, deren Wand sich mehr oder weniger gefaltet zeigte, zu unterscheiden. Jeder Drüsenschlauch war von einer sehr dicken zirkulären Muskelhülle umgeben, alle Schläuche gemeinsam wiederum von einer derben bindegewebeartigen Kapsel, ähnlich wie die Prostata I des Igels. Im intertubulären Gewebe fand ich, in Uebereinstimmung mit Disselhorst, keine Muskeln.

Die tätige Drüse zeigt, nach Disselhorst, ein einschichtiges, in verästelten Zotten vorspringendes Drüsenepithel. Die Zellen besitzen ein stark gekörntes Protoplasma und fußständigen Kern. Zwischen diesen finden sich andere Zellen blasig aufgetrieben und mit reduziertem, blassem Kern. — Ich fand bei meinem Exemplar ein einschichtiges, schmalzelliges Cylinderepithel, mit großen, ovalen, dunklen Kernen. Im Innern der Tubuli fand sich eine

zusammengesinterte Zellmasse; meist zeigte sich innerhalb des Cylinderepithels eine mehr oder weniger vollkommen von diesem losgelöste, meist aber selbst noch gut im Zusammenhang gebliebene Epithelschicht, deren Zellen gewöhnlich von unregelmäßiger Gestalt und deren Kerne mangelhaft gefärbt waren. Es liegt nahe, anzunehmen, daß nach Beendigung der Brunstperiode eine Abstoßung und Erneuerung dieses Drüsenepithels in toto stattfindet.

Harnröhrendrüsen, Gl. urethrales. Die einzige genaue Angabe über das Vorkommen von eigentlichen Urethraldrüsen beim Maulwurf finde ich bei Leydig (1850, p. 14), auf den sich Oudemans (1892) und Disselhorst (1897) berufen. Im Gegensatz zu Meckel und in Uebereinstimmung mit Joh. Müller (1830) findet Leydig unter der starken Muskellage der Pars membranacea urethrae keine Drüsen. Nur weiter unten, im kugelig erweiterten Teil der Harnröhre findet sich in ihrer Wand eine Schicht von rundlich-ovalen Drüsen eingebettet. In den Drüsenzellen fand Leydig einen feinkörnigen Inhalt. Die Drüsenschicht war gegen den drüsenfreien Teil der Harnröhre scharf abgesetzt. Leydig bemerkt, daß unter dem M. urethralis eine ansehnliche Schicht glatter, von der Muskulatur der Harnblase herkommender Muskeln verläuft.

In dem oberen, stark erweiterten Teil der Harnröhre finde ich die epitheliale Wand derselben besetzt mit zahlreichen zapfenförmigen Verdickungen, in denen ein Lumen meist nicht deutlich zu erkennen ist, die sich an manchen Stellen jedoch als hohle, ovale Säckchen darstellen. Die Zellen derselben sind klein, großkernig, von dunkler Färbung, zeigten weder deutlich das Aussehen noch die Anordnung eines Drüsenepithels. Aehnliche Epithelwucherungen finden sich auch an den Enden der Ausführgänge der prostatischen Drüsen. Ich glaube, daß sie den Urethraldrüsen Leydigs homolog sind. Da sich bei dem von mir untersuchten Tier auch die Prostata in einem untätigen Zustand befand, so vermute ich, daß auch der Habitus der Urethraldrüsen noch nicht seine normale Ausbildung erreicht hat, oder daß letztere überhaupt nur zur Brunstzeit anzutreffen ist.

Cowpersche Drüsen, Gl. Cowperi s. bulbourethrales. Ueber die Cowperschen Drüsen des Maulwurfs findet man alle wesentlichen Angaben bereits bei Leydig (1850, p. 13); einige Zusätze bringt Disselhorst (1897). Nach diesen Autoren findet sich die Drüse stets außerhalb des Beckens; sie besitzt einen sehr langen, von Muskeln freien Ausführgang, wogegen der

Drüsenkörper von einer starken, quergestreiften Muskelhülle umgeben und von einzelnen Streifen glatter Muskulatur durchzogen ist.

Ich finde die Drüse in die Pars bulbosa urethrae wenig tiefer als die Prostata einmünden. Stränge der quergestreiften Muskelhülle finde ich oft sich zwischen die Drüsenläppchen von der Peripherie her mehr oder weniger tief einsenken. — Die secernierenden Endstücke der Drüsen sind sehr klein, wie mir scheint, von tubulösem Bau. Sie besitzen meist ein geräumiges Lumen, das von einem niedrigen Cylinderepithel begrenzt wird. Wahrscheinlich traf ich auch diese Drüse im ruhenden Zustande an. Die Mitte des Drüsenkörpers durchzieht ein lakunenartiger, langgetreckter Hohlraum, in dem sich die ebenfalls mehr oder weniger stark erweiterten Ausführgänge der einzelnen Läppchen vereinigen.

Präputialdrüsen. Der Maulwurf besitzt ebensowenig wie Igel typisch ausgebildete Präputialdrüsen. Zwar stehen auf dem Praeputium sowohl, wie rings um die Afteröffnung (Fig. 37 *gl. s*) Haare mit ziemlich großen Talgdrüsen, doch kommt es nicht zum Zusammenschluß derselben zu einer einheitlichen Drüsenmasse.

Afterdrüsen, Gl. anales. Als Analdrüse wird beim Maulwurf eine Drüsenmasse bezeichnet, die außerhalb des Beckens jederseits als weißgelbes dreieckiges Gebilde der Peniswurzel anliegt. Leydig (1850, p. 14/15, Taf. II, Fig. 22) fand neben diesen großen, weißgelben Drüsen noch einen kleineren, grauen Drüsenkörper, dessen Sekret von dem der ersteren verschieden ist. Die große, weißgelbe, durch einen fächerigen Bau gekennzeichnete Drüse bildete schon Joh. Müller ab (1830, Taf. II, Fig. 4). Leydig fand die Wand aus rundlichen Zellen mit hellen, bläschenförmigen Kernen gebildet. Sie enthielten Fetttröpfchen, die sich nach ihrer Entleerung aus dem Zellkörper zu einer hellen, öligen Flüssigkeit vereinigten. Die graue Drüse dagegen fand Leydig von deutlich tubulösem Bau. Sie liefert „die mikroskopischen eiweißähnlichen Körper, welche man neben den Oelkugeln im gemeinsamen Sekret beider Drüsen findet. Auch Disselhorst (1897) unterscheidet eine spezifische („graue“) Drüse und eine Talgdrüse. Beide findet er durch einen Zug quergestreifter Muskeln voneinander getrennt und von einer gemeinsamen bindegewebigen Hülle umfaßt. Die spezifische Drüse findet Disselhorst aus dicht aneinander liegenden Läppchen zusammengesetzt. Die Zellen des einschichtigen, niedrigen Epithels zeigten sich in allen Ueber-

gängen, von der Cylinder- zur Kugelform, das Lumen war mit abgelösten Zellen dicht erfüllt. Die Talgdrüse fand DISSELHORST von ähnlichem Bau wie die Präputialdrüsen der Mäuse, durchzogen von größeren und kleineren Hohlräumen, in die die secernierenden Acini ihr Sekret ergießen. — Die Ausmündungsstelle der Drüsen scheint bisher nicht mit Sicherheit festgestellt worden zu sein. LEYDIG sagt nichts darüber; DISSELHORST bemerkt, es sei „der Ausführungsgang dicht mit Talgdrüsen umgeben, münde also im Gebiet der Epidermis aus".

Mir scheint, daß sich an der Talgdrüse drei Teile unterscheiden lassen, ein kleiner, unpaarer, medianer und zwei größere laterale. Jeder derselben besitzt einen eigenen Ausführgang, der sich abwärts bis auf den äußersten Rand des die Afteröffnung umgebenden Hautwalls verfolgen läßt, wo er sich auf die Hautoberfläche öffnet. Die Ausführgänge sind mit geschichtetem Epithel ausgekleidet und auch durch ansitzende Talgdrüsenacini als Haarbälge gekennzeichnet.

Der Drüsenkörper ist durch longitudinal oder schräg verlaufende, glatte Muskelfasern in zahlreiche Läppchen geschieden. Zwischen den Häufchen der Drüsenacini finden sich weite, von einem bindegewebigen Gerüstwerk gestützte Hohlräume, ganz wie dies für die Vorhautdrüsen der Murinen beschrieben und abgebildet wurde (Fig. 29). Die Acini bestehen aus großen polygonalen Zellen, deren Protoplasma ein deutliches Filarnetz aufweist. In den Ausführgängen der Acini findet man sie auf allen Stadien der fettigen Degeneration.

Die der analen Talgdrüse anhaftende zweite Drüsenmasse besitzt einen unregelmäßig tubulösen Bau. Sie zerfällt in mehrere, durch reichliches Bindegewebe voneinander getrennte Läppchen. Sie ist mit der Talgdrüse von gemeinsamen Muskelzügen umschlossen. Die Tubuli finde ich überall von gleichem Bau und Volumen, meist dicht mit losgelösten Zellen erfüllt; man bemerkt nirgends eine Vereinigung derselben zu größeren Ausführgängen. Auch LEYDIG und DISSELHORST geben nichts über die Ausmündung dieser Drüse an. Ich finde Ausläufer derselben noch zwischen den Ausführgängen der Talgdrüsen sich erstrecken (Fig. 33 *gl. an''*); ob irgendwo eine Verbindung mit den letzteren besteht, vermochte ich nicht festzustellen. — Die Zellen des tubulösen Teiles sind meist von rundlicher Gestalt. Oft finde ich sie völlig regellos zwischen Bindegewebsmaschen eingebettet, so daß die Struktur des Drüsengewebes ziemlich undeutlich wird.

Ein eigentümliches Vorkommen gleichgebauter, aber kleinerer Drüsen, das bisher nicht bekannt gewesen zu sein scheint, finde ich im epidermoidalen Teil der Aftereinstülpung. Es stehen hier rings hinter dem geschichteten Epithel der Oberhaut, im subkutanen Bindegewebe zahlreiche kleine, aus gewundenen Drüsentubuli bestehende Drüsen, deren jede sich mit eigenem Ausführgang in den Anus öffnet (Fig. 33 *gl. an'*). Ueber ihre Struktur gilt das für den sog. grauen Teil der Analdrüsen oben Angeführte; nur erschien mir der tubulöse Bau hier deutlicher. Jene sowohl wie diese kleinen, die Afteröffnung umringenden Drüsen sind möglicherweise als vergrößerte Schweißdrüsen zu deuten, die in normaler Ausbildung allerdings, nach LEYDIG (1859), dem Maulwurf ganz fehlen.

Vergleichende Uebersicht und Zusammenfassung.

Es sei mir gestattet, in Kürze die gewonnenen Resultate zu überblicken und meine Befunde an den Nagern und Insektivoren in Beziehung zu setzen mit dem, was über die accessorischen Genitaldrüsen und andere Anhangsgebilde des Urogenitalkanals bei anderen Säugetieren bekannt ist.

1) Uterus masculinus. Wir sahen, daß den Rudimenten der MÜLLERschen Gänge eine sehr geringe Rolle bei der Bildung des männlichen Urogenitalkanals und des accessorischen Drüsenapparates zufällt, und daß frühere Autoren, in Unkenntnis über die wahre Entstehungsweise der weiblichen Vagina, im Suchen nach homologen Gebilden beim männlichen Geschlecht leicht in die Irre gingen. Wie erwähnt, stehen die Deutungen LEUCKARTS (1847) unter dem Einfluß veralteter Vorstellungen von der Entwickelung der weiblichen Geschlechtsgänge, an deren Berichtigung LEUCKART später selbst mitarbeitete. Fast alle neueren Beobachter (v. MIHÁLKOVICS, 1885; KEIBEL, 1896, u. a.) stimmen darin überein, daß die Vagina des Menschen und der Säugetiere lediglich von den MÜLLERschen Gängen herzuleiten sei. Man könnte ihr demnach nur Gebilde, die aus diesen letzteren hervorgehen, homolog setzen. Die von LEUCKART als männliche Scheide bezeichneten Gebilde stellten sich beim Kaninchen (MIHÁLKOVICS) und Meerschweinchen als Produkte der WOLFFschen Gänge resp. deren Abkömmlinge, der Samenleiterblasen, dar. Für die Maus, den Igel und den Maulwurf konnte dagegen gezeigt werden, daß

es sich lediglich um blinde Aussackungen des Urogenitalkanals handelt, die ihrerseits vielleicht durch besondere Wachstumsverhältnisse des Colliculus seminalis veranlaßt sind. Zum mindesten war eine Beteiligung der MÜLLERschen Gänge an der Entwickelung der fraglichen Gebilde sowohl unerwiesen als auch unwahrscheinlich. Bestehen bleibende Rudimente der MÜLLERschen Gänge fanden sich nur beim Meerschweinchen; bei den übrigen von mir untersuchten Tieren schwanden sie bereits im Verlaufe der Embryonalentwickelung, so daß man zwar wohl dem Bindegewebe des Genitalstranges eine gewisse Teilnahme an der Bildung der muskulösen und bindegewebigen Teile der Prostata und der Samenleiterblasen, nicht aber an jener der accessorischen Drüsen selbst zuschreiben kann.

Bezüglich des Auftretens des sog. Uterus masculinus oder Vagina masculina (s. Vesicula prostatica) in der Säugetierreihe läßt sich keine Gesetzmäßigkeit feststellen; es scheint gewissermaßen sporadisch zu sein. Ueber ihr Vorkommen bei den niedersten Säugern, Monotremen und Marsupialiern, ist mir nichts bekannt geworden. Ebenso scheinen über die Edentaten keine Angaben vorzuliegen. E. H. WEBER (1844) fand einen Uterus masculinus beim Biber, Pferd, Schwein, Hund, Kater und beim Menschen, irrtümlicherweise auch beim Kaninchen. LEUCKART (1847, p. 250 ff.) sah ihn bei Affen ähnlich wie beim Menschen in das Parenchym der Prostata eingebettet. Er fand ihn sehr ansehnlich bei den Cetaceen (Monodon, Delphinus) und beim Elefanten; sehr klein dagegen bei den Carnivoren. LEYDIG (1850) bildet dagegen von Lutra vulgaris (l. c. Taf. IV, Fig. 35) einen eminent großen männlichen Uterus mit zwei langen, fadenförmig ausgezogenen Hörnern ab; bei den übrigen von ihm untersuchten Raubtieren erwähnt er denselben nicht. Es scheint demnach die Ausbildung des männlichen Uterus in sehr weiten Grenzen zu schwanken. Wovon sein Auftreten abhängig ist, läßt sich nicht sagen, denn nirgends findet er sich in den Dienst einer spezifischen Funktion gestellt. KLEIN (1871) fand die Vesicula prostatica des Menschen von Pflasterepithel ausgekleidet und besetzt mit kurzen, geteilten und geschlängelten Drüschen. Aehnlich verhält sich nach meinem Befund der Uterus masculinus des Meerschweinchens.

Die Entscheidung der alten Streitfrage, ob das bei vielen Säugern vorhandene Rudiment der MÜLLERschen Gänge einem Uterus masculinus oder nur einer Vagina entspreche, scheint mir von nicht so großer Wichtigkeit, da, wie bei einem frühzeitig in

der Entwickelung stehen bleibenden Organ begreiflich, eine wirkliche Differenzierung in Uterus und Vagina hier gar nicht eingetreten ist. Da bei den Nagern im weiblichen Geschlecht ein doppelter Uterus besteht, der mit zwei getrennten Oeffnungen in die Vagina mündet, so wäre hier scheinbar die Lösung einfach die, daß man den unpaaren Teil des rudimentären Bläschens beim Männchen als Scheide, die beiden Zipfel als Uterus bezeichnete. Es scheint mir aber keineswegs erwiesen, daß der Verschmelzungsprozeß der Müllerschen Gänge beim männlichen und weiblichen Geschlecht genau analog ist, daß demnach der beim Männchen verschmolzene Teil der Müllerschen Gänge der weiblichen Scheide vollkommen entspreche. Bei anderen Säugern dürfte die Feststellung der Homologien noch größere Schwierigkeiten machen; wahrscheinlich sind bei verschiedenen Tieren verschieden große Stücke der Müllerschen Gänge in die Bildung des rudimentären Organs eingegangen, nirgends aber besteht, soweit mir bekannt, eine sichere anatomische oder histologische Scheidung zwischen Vagina und Uterus masculinus. Aus diesen Gründen würde mir ein indifferenter Name, wie Vesicula prostatica, am passendsten erscheinen. [Beim Manne bleibt nach Born (1894) in normalen Fällen nur das unterste Ende des Uterovaginalrohrs erhalten, das als dem untersten Ende der Vagina entspricht.]

Auf den schematischen Textfiguren 10 A—C habe ich die homologe Lage des Uterusrudimentes bei den von mir untersuchten drei Nagerspecies zu veranschaulichen gesucht. Auf Textfigur 10 A (Mus) und C (Lepus) ist Lage und Gestalt desselben nach dem Befunde an Embryonen eingetragen, bei C allerdings insofern nicht ganz richtig, als man, um die wahre Lage des embryonalen Uterusrudimentes angeben zu können, auch die Samenleiterblasen nicht auf dem Stadium der definitiven Ausbildung, sondern auf einem entsprechend früheren (d. h. weniger verschmolzenen) darstellen müßte. Textfig. 10 B (Cavia) entspricht dagegen dem Verhalten beim ausgewachsenen Meerschweinchen. Die homologen räumlichen Beziehungen der Vesicula prostatica (Uterus masculinus) zu den Samenleiterblasen und zum Canalis urogenitalis ergeben sich aus den Figuren ohne weiteres. Es zeigt sich nämlich, daß dieselbe bei den Embryonen der Mäuse auf dem (späteren) Colliculus seminalis (*c. s*) in den Canalis urogenitalis (*c. ug*) mündet, durch die fortschreitende Verschmelzung der Samenleiterblasen jedoch (wie sie Cavia und Lepus aufweisen) vom Canalis urogeni-

talis abgedrängt wird und sich dann, wo sie bestehen bleibt (Cavia), in diesen verschmolzenen Teil der Samenleiterblasen öffnet.

2) Die Ampulle des Vas deferens. In den Samenleiteranschwellungen des Kaninchens und der Mäuse lernten wir zwei Typen drüsiger Anhanggebilde des Ductus deferens kennen,

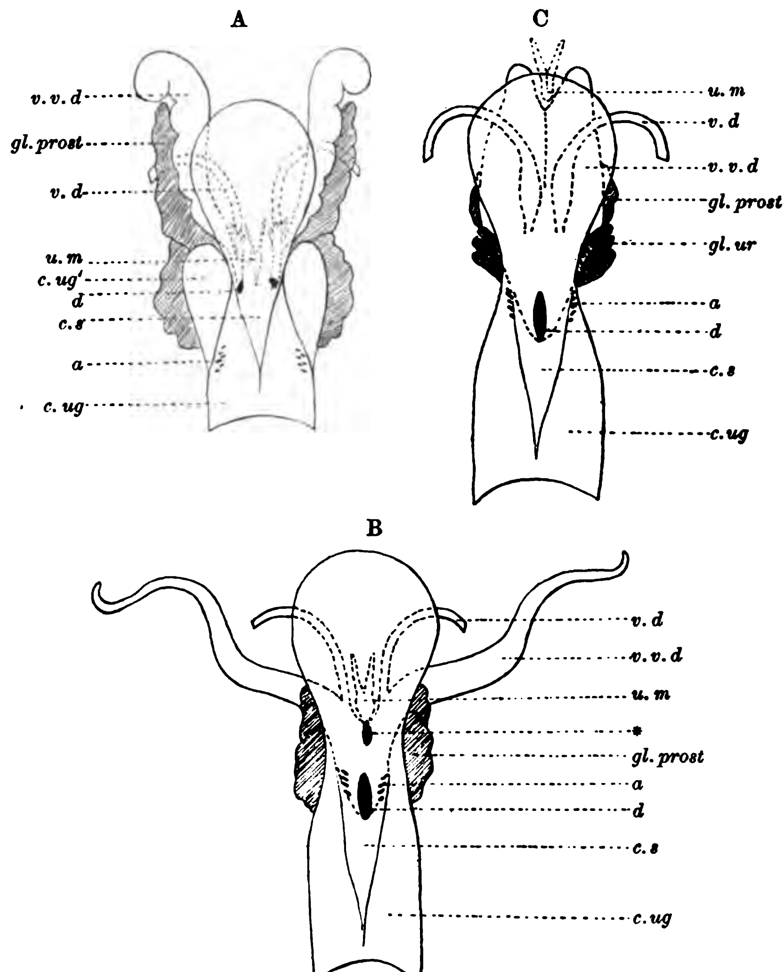


Fig. 10. Schematische Darstellung des Colliculus seminalis, der Samenleiterblasen und des Uterus masculinus, A von Mus musculus, B von Cavia cobaya, C von Lepus cuniculus. *c.s* Colliculus seminalis, *d* Ductus ejaculatorius (Mündung auf dem Samenhügel), *c.ug* Canalis urogenitalis, *gl.prost* Prostata, *a* Ausmündungsstellen derselben auf oder neben dem Samenhügel, *gl.ur* Glandulae urethrales paraprostaticae, *u.m* Uterus masculinus (* Ausmündungsstelle desselben bei Cavia), *v.d* Vas deferens, *v.v.d* Vesicula vasis deferentis.

von denen der erstere mehr dem auch bei anderen Säugern angetroffenen Verhalten entspricht, der letztere hingegen ein ziemlich vereinzeltes Vorkommnis darstellt. Die secernierenden Elemente waren einander in beiden Fällen ziemlich ähnlich; die Drüsenräume sind von einem niedrigen Cylinderepithel ausgekleidet. Sie stellen bei den Mäusen längliche, verästelte, äußerlich durch eine dünne Bindegewebsschicht an die Wand des Samenleiters angeheftete Drüsenschläuche dar; letztere vereinigen sich in einen einzigen, sehr erweiterten Ausführgang. Aehnliche freiliegende Ampullendrüsen sind meines Wissens, außer bei Ratten und Mäusen, nur noch beim Hamster[1]) (Joh. Müller, 1830, Taf. III, Fig. 10) beobachtet worden, wo außer den freiliegenden Tubuli auch die Samenleiteranschwellung sehr stark ausgeprägt ist. Bei Lepus sind die einzelnen Drüsen von mehr sackförmiger Gestalt und liegen innerhalb der Muskulatur des Samenleiters. Sie münden jede für sich in den letzteren. Ein ähnliches Verhalten zeigen die Ampullendrüsen der meisten Säugetiere, bei denen sie sich überhaupt finden.

Bezüglich des Besitzes von Ampullendrüsen scheinen die höheren Säugetierordnungen bevorzugt zu sein. Beim Menschen findet Felix (1901, p. 50/51) die Wand der Ampulle mit zwei Arten von Drüsen ausgekleidet, kleineren, verästigten, tubulösen und größeren mit lakunenartig erweiterter Lichtung und engen Ausführgängen. Bei manchen Säugern (Elephas) ist die drüsige Natur der Anschwellung fraglich (Oudemans). Selbst innerhalb der einzelnen Ordnungen ist die Verteilung von Ampullendrüsen eine sehr unregelmäßige. Unter den Insektivoren finden sie sich bei Sorex, fehlen dagegen bei Erinaceus, Talpa u. a. Unter den Nagern fehlen sie wahrscheinlich nur Cavia (in typischer Ausbildung). Von den Paarhufern besitzen sie nur die Wiederkäuer, von den Raubtieren nur die Marder und Bären. — Disselhorst (1897, p. 212) hält die Ampulle des Vas deferens für ein Receptaculum seminis und macht darauf aufmerksam, daß Tiere, die derselben entbehren (Hund, Kater, Eber), die Kohabitation meist ungemein langsam vollziehen, andere, die eine solche Erweiterung besitzen (Bos, Ovis, Equus), dagegen sehr rasch. Bei denjenigen Murinen, wo die eigentliche Ampulle fehlt und trotzdem die Begattung so oft und schnell wiederholt wird, übernehme der Nebenhoden — „ein mächtiges Konvolut eng aufgeknäuelter Schlingen“ — die Funktion eines Samenreservoirs.

1) Ueber Sciurus vgl. Anhang p. 464.

3) **Die Samenleiterblasen, Vesiculae vasorum deferentium** (Vesiculae seminales autorum; Glandulae vesiculares Oudemans). Die Samenleiterblasen der Nagetiere stellen sich dar als meist ziemlich umfangreiche, sack- oder schlauchförmige Gebilde mit muskulöser Wandung. Im Innern sind dieselben von einem meist in Leisten und Falten sich erhebenden Drüsenepithel ausgekleidet. Bei Lepus findeu sich statt des letzteren zahlreiche sackförmige Einsenkungen von drüsigem Charakter. Niemals stellen die Samenleiterblasen Pakete gewundener oder verästelter Schläuche dar; auch hierdurch sind sie von den vermeintlichen „Samenblasen“ des Igels unterschieden. Sie entstehen bei den Nagern durch Ausstülpung vom Samenleiter her, mit welchem sie sich auch mehr oder weniger nahe vor ihrer Ausmündung in den Canalis urogenitalis zum sog. Ductus ejaculatorius vereinigen. Die Samenleiterblasen und Ductus ejaculatorii bleiben entweder völlig getrennt und münden jederseits mit je einer selbständigen Oeffnung auf dem Colliculus seminalis aus (Mus; Textfig. 10 A *d*); oder sie verschmelzen derart miteinander, daß bald nur die Ductus ejaculatorii einen gemeinsamen, mit einer einzigen Oeffnung in den Canalis urogenitalis mündenden Hohlraum bilden (Cavia; Textfig. 10 B *d*), bald aber der Körper der verschmolzenen Blasen nahezu als ein unpaares Gebilde erscheint (Lepus; Textfig. 10 C *v. v. d*).

Eine derartige Verschmelzung der Samenleiterblasen zu einem gemeinsamen Körper findet außer bei den Nagern nur noch bei den Chiropteren statt. Der Prozeß betrifft aber hier nie die ganze Blase, sondern nur deren unteren Teil; der obere ist frei. Hierdurch, sowie durch eine mehr oder minder vollkommen erhaltene innere Scheidewand bleibt die paarige Natur des Organs angedeutet. — Das Vorkommen der Samenleiterblasen innerhalb der Säugetierreihe erweist sich wiederum als ein sehr unregelmäßiges; die physiologischen und phylogenetischen Gründe für ihre Verteilung dürften schwer anzugeben sein. Sie kommen, außer bei den schon erwähnten Rodentien und Chiropteren, sicher vor bei den Sirenien, Proboscideern, Ungulaten und Primaten. Die Monotremen, Marsupialier, Cetaceen, Carnivoren und die meisten Insektivoren entbehren aller Organe, die jemals als „Samenblasen“ hätten gedeutet werden können. Die Gebilde, die Oudemans bei Erinaceus, ferner bei Edentaten, Hyrax und Prosimiern den „Glandulae vesiculares“ der oben genannten Säuger für homolog hält, glaube ich nicht als Samenleiterblasen bezeichnen zu dürfen, da

sie, nach Oudemans' Angabe, sämtlich nicht in den Samenleiter, sondern mit eigener Oeffnung in die Urethra münden. Als allgemeines Kennzeichen der Samenleiterblasen müssen wir aber festhalten, daß sie sich mit dem Vas deferens zu einem Ductus ejaculatorius vereinigen und auch ihren Ursprung stets vom Samenleiter nehmen. Beim Igel konnten wir die von Oudemans den „Glandulae vesiculares" zugerechneten Drüsen als einen Teil der Prostata betrachten, von der sie im Bau keine wesentlichen Abweichungen zeigten.

Aus den angeführten Gründen können wir auch nicht die Ansicht von Oudemans teilen, daß die Samenleiterblasen („Glandulae vesiculares") selbständig aus indifferenten Drüsen des Urogenitalkanals hervorgegangene Bildungen seien, und daß sich das Vas deferens nachträglich bei gewissen Säugetieren mehr oder weniger weit auf den Ausführgang der Blase verschoben habe.

Es ist hier unnötig, zu wiederholen, wie sich allmählich die Erkenntnis befestigte, daß die Samenleiterblasen keine Spermareservoire („Samenblasen"), sondern Behälter eines eigenen Sekretes seien. Bezüglich der Funktion sind im Text die wichtigsten Angaben schon referiert worden. Beim Meerschweinchen und einigen anderen Nagern besteht sie in der Bildung eines Vaginalpfropfes. Wie Kölliker (1856) für die Samenleiterblasen des Menschen nachwies, und wie es auch Steinach (1894) nach seinen Beobachtungen an Ratten für wahrscheinlich hält, übt ihr alkalisches Sekret einen günstigen Einfluß auf die Beweglichkeit der Spermatozoen aus. Ob die Funktion der Samenleiterblasen bei allen Tieren, denen sie zukommen, die gleiche ist, muß dahingestellt bleiben; jedenfalls scheint die Bildung eines Vaginalpfropfes auf wenige Nagerspecies beschränkt zu sein.

4) Die Vorsteherdrüsen, Glandulae prostaticae. Der Körper der Prostata wird bei den Nagern und Insektivoren von einem System mehr oder weniger langer, meist gewundener, bisweilen verästelter Blindschläuche dargestellt, die gewöhnlich nur locker durch Bindegewebe miteinander vereinigt werden. Die Schläuche sind stets mit einer glatten Muskelschicht überkleidet und besitzen ein einschichtiges Drüsenepithel. Fast immer lassen sich mehrere Bündel solcher Blindschläuche unterscheiden, die im Bau wie in der Funktion mehr oder weniger belangreiche Unterschiede aufweisen. Beim Kaninchen, dem Meerschweinchen und vielleicht auch beim Maulwurf lassen sich 2, bei den Mäusen und beim Igel 3 Paare mehr oder weniger scharf voneinander

gesonderter prostatischer Drüsen nachweisen. Dieselben münden stets in der Nähe des Colliculus seminalis, auf gleicher Höhe mit den Ductus ejaculatorii und meist diesen gegenüber in die Urethra (Canalis urogenitalis). — Bezüglich der Funktion kann man annehmen, daß ihr Sekret auf die Spermatozoen einen bewegungsfördernden, vielleicht auch einen ernährenden Einfluß habe. Steinach (1894, p. 329—331) fand, daß die Samenfäden der Ratte in dem Sekret der Prostata 7—10 mal länger beweglich blieben als in reiner physiologischer Kochsalzlösung. Aehnliche Resultate erhielt Walker (1899) mit dem Prostatasekret des Hundes. Der von Camus und Gley (1899) beobachteten Tatsache, daß beim Meerschweinchen das Sekret der Prostata die Koagulation des Inhaltes der Samenleiterblasen bewirke, dürfte wohl nur geringere Bedeutung zuzuschreiben sein. Schaap (1899) stellte fest, daß die Prostata bei kastrierten Kaninchen der Atrophie anheimfällt.

Die embryonale Anlage der Prostata erfolgt durch Einwucherung von der Wand des Canalis urogenitalis; v. Mihálkovics faßt sie demzufolge als eine höher entwickelte Urethraldrüse auf. Eine Beteiligung der Müllerschen (Bier und Roccum, 1896) oder der Wolffschen Gänge (Walker, 1899) am Aufbau der Prostata findet nicht statt. Wohl aber läßt sich die Muskulatur der Prostata derjenigen am distalen Ende der Vagina homolog setzen, da sie wie diese sich aus dem Mesenchym des distalen Endes des Genitalstranges herleitet (v. Mihálkovics, 1885). — Die Prostata ist auf das männliche Geschlecht beschränkt; doch finden sich beim Weibe homologe Gebilde in Gestalt traubiger Schleimdrüsen auf der Grenze zwischen Scheide und Scheidenvorhof (Leydig, 1875, p. 488); auch dies möchte auf die Abkunft der Prostata von unspezialisierten Drüsen des Urogenitalkanales hindeuten.

Aehnliche Ausbildung wie bei den Nagern und Insektenfressern scheint die Prostata (nach Disselhorst, p. 110) bei den Chiropteren aufzuweisen. Dagegen zeigt sie sich (nach Leydig, 1850) beim Menschen, den Affen, den Raubtieren, beim Eber, Ziegenbock und Stier nach acinösem Typus gebaut. Sie fehlt nur den Monotremen, Marsupialiern, Edentaten und Cetaceen.

5) Die Urethraldrüsen, Glandulae urethrales. Bei fast allen Säugetieren finden sich in die Harnröhrenschleimhaut kleine, einfache, becherförmige oder schlauchförmige, bis-

weilen auch sich verästelnde Drüsen eingelagert. Beim Menschen[1]) sind sie als LITTRÉsche Drüsen bekannt. OUDEMANS (1892) vermißt sie bei den Sirenien, Carnivoren, den meisten Insektivoren und bei den Nagern (außer bei Mus). Bei letzteren finden sie sich jedoch wohl allgemein verbreitet, nur in wechselnder Menge und Ausbildung. Bei einigen Säugern haben die Urethraldrüsen, offenbar in Anpassung an ungewöhnliche Aufgaben, eine sehr starke Vermehrung erfahren und umgeben dann in mehr oder minder dicker Schicht den Urogenitalkanal. Bei Lepus fand ich sie, der indifferenten Ausgangsform am nächsten stehend, spärlich in der Urethralschleimhaut verteilt; außerdem aber haben sie hier in den „Glandulae paraprostaticae" eine massige, vereinzelt dastehende Ausbildung erhalten, die am meisten an die Verhältnisse bei Mus erinnert. Bei Cavia fielen die Urethraldrüsen durch besonders große und schöne Ausbildung der Tubuli auf; bei Mus (und in der sog. COWPERschen Drüse des Igels, die auch richtiger hierher zu stellen wäre) umringten sie in dichter Masse den Canalis urogenitalis und bildeten hier eine zusammengesetzte, mit zahlreichen Ausführgängen versehene Drüse.

OUDEMANS (1892) betrachtet die Urethraldrüsen als die Ausgangsform sämtlicher accessorischer Genitaldrüsen im engeren Sinne (d. h. mit Ausschluß der Präputialdrüsen etc.), eine Ansicht, der ich mich auch, außer in betreff der Samenleiterblasen, angeschlossen habe.

In der Funktion dürften die Urethraldrüsen, besonders wo sie massig entwickelt auftreten, wohl mit den COWPERschen Drüsen übereinstimmen.

6) COWPERsche Drüsen, Glandulae bulbourethrales. Sie sind, im Verein mit den Urethraldrüsen s. str., die phylogenetisch ältesten Drüsenanhänge des Urogenitalkanals. Sie kommen allen Säugetieren zu, mit Ausnahme einiger Raubtiere (Hund, Bär) und der Wassersäugetiere. Bei den Beuteltieren finden sie sich in bis zu 3, bei einigen Handflüglern (Plecotus)

---

1) Ein merkwürdiges Vorkommen intraepithelialer Drüsen fanden KLEIN und GROSCHUFF (1896) in der Urethra weiblicher Kinder. Dieselben treten als becherförmige Einzeldrüsen im Laufe des ersten Lebensjahres auf, schwinden aber beim erwachsenen Weibe. Die Autoren machen auf die Aehnlichkeit mit Sinnesknospen aufmerksam, deren Stiftzellen durch postmortale Veränderungen zu Grunde gegangen sein könnten, und vermuten einen Zusammenhang ihres Auftretens mit dem Reflex der willkürlichen Harnentleerung (?).

in zwei Paaren ausgebildet. Auch bei Lepus sahen wir sowohl eine mehrfache Anlage, als auch mehrere Ausführgänge, die auf eine minder hohe Individualisierung der Drüse deuteten. Daß die sog. COWPERsche Drüse des Igels wegen ihrer Lage innerhalb des Musculus urethralis und ihrer zahlreichen Ausführgänge besser den Urethraldrüsen zugerechnet wird, wurde schon erwähnt. — Den Urethraldrüsen gegenüber ist die COWPERsche Drüse charakterisiert 1) durch ihre Lage; sie liegt stets außerhalb der Harnröhrenmuskulatur, bisweilen selbst außerhalb des Beckens und mündet mit in der Regel einem einzigen, entsprechend mehr oder weniger langen Ausführgang in den untersten Teil der Pars bulbosa urethrae; 2) durch eine Hülle quergestreifter Muskulatur, die entweder selbständig ist oder mit dem Musculus bulbocavernosus, ischiocavernosus oder urethralis in Zusammenhang steht. — Der Bau der Drüse schließt sich mehr oder weniger eng dem der Glandulae urethrales an und nähert sich bald mehr dem acinösen, bald dem tubulösen Typus.

Es kann hier die alte Streitfrage, ob die COWPERsche Drüse mit Recht zum Genitalapparat gerechnet werde oder nicht, nicht erörtert werden. Nach den Befunden von STILLING (1885) scheint es, als ob sie während des Begattungsaktes in besonders starker Tätigkeit sei; also hat ihr Sekret auch wohl eine bestimmte Wirkung auf die Spermatozoen, wenn dieselbe auch nur im Schutze derselben gegen Reste von Urin bestehen sollte. SCHAAP (1899) beobachtete an Kaninchen nach der Kastration Atrophie sowohl der eigentlichen COWPERschen als auch der paraprostatischen Urethraldrüsen.

Bei neugeborenen Tieren finde ich die Drüse wie die Prostata noch in einem von der definitiven Ausbildung weit entfernten Zustande, so daß auch ihre Funktion wohl kaum viel früher als die der letzteren beginnen dürfte. — Die Drüse legt sich als ein solider Epithelzapfen der Harnröhrenwand im Bereiche der Pars bulbosa urethrae an.

7) Präputial-, Inguinal- und Analdrüsen. Diese Drüsen sind sämtlich Oberhautgebilde. Sie sind demnach entweder der Kategorie der acinösen Talgdrüsen (Präputialdrüsen; Glandula inguinalis sebacea des Kaninchens; „weißer Teil“ der Analdrüse des Maulwurfs) oder der Kategorie der tubulösen Schweißdrüsen (Analdrüse und braune Inguinaldrüse des Kaninchens; tubulöser Teil der Analdrüse des Maulwurfs) zuzurechnen. Erstere entstehen stets im Anschluß an Haaranlagen (vgl. GEGENBAUR I,

1898, p. 122), letztere durch Einstülpung (resp. Einwucherung, der Epidermis; beide münden stets an der Hautoberfläche aus. Die Höhe ihrer Ausbildung und damit die Entfernung von ihrem Urbilde, den normalen Schweiß- und Talgdrüsen, schwankt in weiten Grenzen. Bei Cavia und Lepus fanden sich die einzeln stehenden Vorhautdrüsen in einer wenig von der Norm der Haarbalgdrüsen abweichenden Gestaltung; bei Mus dagegen zeigten sie sich als eine große, von weiten Hohlräumen durchzogene Drüsenmasse, die ihr Sekret durch einen einzigen Ausführgang auf die Hautoberfläche entleerte. In ähnlicher Weise sahen wir die weiten bindegewebigen Sekreträume der Analdrüsen des Maulwurfs sich in wenigen Ausführgängen vereinigen.

Die Funktion dieser Drüsen scheint mir darin zu bestehen, die Haut in der Umgebung der Harnröhren- und Afteröffnung vor schädigenden Einwirkungen der Exkretstoffe zu bewahren; die Inguinaldrüsen haben, durch die Produktion stark riechender Sekrete, vielleicht gewisse Beziehungen zum Geschlechtsleben. Durch die Kastration wird die Ausbildung dieser Drüsen natürlich nicht beeinträchtigt (Schaap).

Anhang.

Bemerkungen über Sciurus und Literaturnachtrag.

Einige interessante Tatsachen über den Genitalapparat von Sciurus vulgaris, die mir erst neuerdings bekannt wurden, die ich aber nicht besonders veröffentlichen möchte, will ich hier noch anfügen. Das Eichhorn besitzt eine dorsal hinter dem Harnblasenhalse gelegene Drüsenmasse, die kranialwärts in zwei stumpfe Spitzen ausläuft und insofern an die Samenleiterblase von Lepus erinnert (wie auch Oudemans [1892] bemerkt). Im Querschnitt zeigt sich ein reich baumförmig verzweigtes System drüsiger Alveolen, in reichliches glattes Muskelgewebe eingebettet. Es besteht jederseits ein, im Verhältnis zum Umfang des Drüsenkörpers, ziemlich enger, zentraler Hohlraum, der sich in den einzigen Ausführgang fortsetzt. Diese Drüse wird (trotz ihrer dorsalen Lage) gewöhnlich als Prostata bezeichnet (Oudemans, 1892). Da ich mich auf Schnitten überzeugte, daß ihr Ausführgang sich mit dem Samenleiter zu einem Ductus ejaculatorius vereinigt, so spreche ich

sie als echte Samenleiterblase an. Ihre anscheinend abweichende Struktur läßt sich leicht aus den Befunden bei Lepus ableiten; man darf annehmen, daß sich die dort in der muskulösen Wandung befindlichen drüsigen Alveolen auf Kosten des zentralen Hohlraumes mächtig vermehrten, bis zur fast völligen Verwischung der „Blasen“-Gestalt des Organs. Eine mediane Verschmelzung der Drüsenkörper besteht nur äußerlich; die Ausführgänge und Ductus ejaculat. sind getrennt; zwischen den letzteren mündet auf dem Colliculus seminalis ein wohlerhaltener männlicher Uterus. Eine der Prostata homologe Drüse vermisse ich vollständig. Dagegen sind die Ampullendrüsen sehr kräftig entwickelt. Sie legen sich als ein Bündel verästelter drüsiger Blindschläuche über den oberen Rand der beschriebenen Samenleiterblase, vereinigen sich am Grunde aber zu einem einzigen Ausführkanal, der unmittelbar über der Einmündungsstelle der Samenleiterblase ebenfalls in den Samenleiter eintritt. — Urethraldrüsen fehlen. Die Cowpersche Drüse stellt einen spiralig eingewundenen Drüsenkörper dar, dessen sehr große Elemente von alveolärem Bau weite, sekretbergende Hohlräume umschließen. — Präputial- und Analdrüsen fehlen.

Leider erst nach Beginn des Druckes dieser Arbeit wurde ich auf die neuerdings veröffentlichten Untersuchungen von Pallin über die „Anatomie und Embryologie der Prostata und der Samenblasen“ [1]) aufmerksam. Es ist darin vorwiegend die Entwickelungsgeschichte der fraglichen Organe beim Menschen, Rinde, Kaninchen und bei der Ratte berücksichtigt. Die über die letztgenannten beiden Tiere gemachten Angaben stimmen zumeist mit den meinigen überein. Pallins Schlußfolgerung, daß beim Kaninchen „das Webersche Organ in seinem kranialen Teile durch Verschmelzung von Organen, die den Samenblasen beim Menschen homolog sind, entstanden ist, in seinem kaudalen Teile aber den verschmolzenen Ductus ejaculatorii entspreche“, schließe ich mich durchaus an. Dagegen kann ich seiner Ansicht, daß die seitlich dem Weberschen Organ angelagerten Drüsenschläuche (von ihm als pkd^3, drittes Paar von kaudalen Prostatadrüsen, von mir als paraprostatische Urethraldrüsen bezeichnet, s. Fig. 2 *gl. ur*) wie die beiden dorsalen Drüsenpaare „von wirklichen Prostatadrüsen“ gebildet seien, auf Grund des histologischen Befundes nicht beitreten. Die Art ihrer Entwickelung beweist auch nichts anderes, als daß

1) Archiv f. Anatomie und Physiologie, Anat. Abtlg., Jahrg. 1901.

sie die räumliche Lage mit Prostatadrüsen gemein haben. — Bezüglich der **Ratte** bestätigt PALLIN die Angabe von DISSELHORST u. a. über die getrennte Ausmündung des Samenleiters und der Samenblase; er ist geneigt, eine Beteiligung der WOLFFschen Gänge (unter Erweiterung ihres kaudalen Endes) an der Bildung der beiden Urethralrecesse (Textfigg. 4 u. 10 *c.ug'*) anzunehmen, so daß die letzteren „gewissermaßen den Ductus ejaculatorii entsprechen möchten“. Da ich bei Mus musculus einen engen, wenn auch sehr kurzen, Ductus ejaculatorius finde, nichtsdestoweniger aber auch die fraglichen Urethralrezesse, so müßte man annehmen, daß die hypothetische Erweiterung nur einen Teil des Ductus ejaculatorius betroffen habe, der sich ohne Uebergang von dem eng gebliebenen absetzt. Ich halte diese Erklärung für eine etwas gezwungene; ich glaube aber, daß sich die wirkenden Ursachen für die Verkürzung des Ductus ejaculatorius, resp. das völlige Abrücken des Samenblasenganges vom Vas deferens in den eigentümlichen Wachstumsverhältnissen des Colliculus seminalis finden lassen, insofern als durch die fast wagerechte Ueberbrückung des Urethrallumens, das sehr steile Ansteigen des Colliculus seminalis von der hinteren Urethralwand, die lateralen Wände des Colliculus seminalis eine Dehnung erfahren mußten, der natürlich auch der Ductus ejaculatorius unterworfen war. Dadurch scheint sich mir seine bei den verschiedenen Species verschieden weit vorgeschrittene Verflachung resp. „Ausebnung“ leicht zu erklären. — Ein Rudiment des Uterus masculinus konnte PALLIN noch bei der erwachsenen männlichen Ratte in Gestalt eines Epithelstranges nachweisen.

Am Schlusse ist es mir eine angenehme Pflicht, Herrn Prof. H. E. ZIEGLER für das freundliche Interesse, das er meiner Arbeit jederzeit entgegenbrachte, auch hier meinen aufrichtigen Dank auszusprechen.

Literaturverzeichnis.

1) Beauregard, Origine préputial des glandes à parfum. Soc. d. Biol. Paris, Vol. jubil. 1899.
2) Born, Entwickelung der Ableitungswege des Urogenitalapparates und des Dammes der Säugetiere. Ergebnisse der Anatomie u. Entwickelungsgesch., herausgegeben von Merkel und Bonnet, Bd. III, 1894.
3) Braus, H., Ueber den feineren Bau der Glandula bulbourethralis beim Menschen. Anatom. Anzeiger, Bd. XVII, 1900.
4) Camus und Gley, Comptes rendus de l'Acad. d. Sc., 1899.
5) Cannieu, A., Recherches sur l'appareil reproducteur mâle du Cavia. Revue des Sciences naturelles de l'Ouest, T. II, No. 1 et 2, p. 55 et 196, 1892.
6) Carus, Tafeln zur vergleichenden Anatomie, Heft 5, 1840.
7) Cole, Fr. J., On the structure and morphology of the intromittent sac of the male guinea-pig (Cavia cobaya). Journ. Anat. Phys. London, Vol. XXXII, p. 141—152, 1898.
8) Cuvier, Leçons d'anatomie comparée, recueillies et publiées par Duméril, 2. édition, Paris 1835—46.
9) Deen, J. van, Beitrag zur Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Säugetiere, mit besonderer Berücksichtigung des Uterus masculinus. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. I, p. 295—346, 1849.
10) Disselhorst, R., Die accessorischen Geschlechtsdrüsen der Wirbeltiere mit besonderer Berücksichtigung des Menschen. Wiesbaden 1897 (A).
11) — Die accessorischen Geschlechtsdrüsen der Wirbeltiere, eine vergleichend-anatomische Untersuchung. Inaug.-Dissert. Tübingen, 1897 (B).
12) Egli, Beitrag zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Urogenitalsystems. I: Zur Entwickelung des Urogenitalsystems beim Kaninchen. Inaug.-Dissert. Zürich, 1876.
13) Eichbaum, Studien über den Bau und die Funktion der Vesicula seminalis der Haussäugetiere. Vorträge für Tierärzte, 1879.
14) Felix, W., Zur Anatomie des Ductus ejaculatorius, der Ampulla ductus deferentis und der Vesicula seminalis des erwachsenen Mannes. Anatom. Hefte von Merkel u. Bonnet, Heft 54, 1901.
15) Gegenbaur, C., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, 2 Bde., 1898, 1902.
16) Henle, Ueber die Cowperschen Drüsen. Nachr. d. Kgl. Ges. d. Wissensch. zu Göttingen, 1863, p. 203—206.
17) Kayser, H., Untersuchungen über die Bedeutung der Samenblasen. Inaug.-Dissert. Berlin, 1889.

18) Keibel, F., Zur Entwickelungsgeschichte des menschlichen Urogenitalapparates. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abtlg., 1896, p. 55—156.
19) Klein, E., Die äußeren männlichen und weiblichen Genitalien samt drüsigen Anhängen. Strickers Handbuch der Lehre von den Geweben, 1871.
20) — und Groschuff, Ueber intraepitheliale Drüsen in der Urethralschleimhaut. Anat. Anz., Bd. XII, No. 8.
21) Kobelt, G. L., Wollustorgane des Menschen und einiger Säugetiere, Freiburg 1844.
22) Kölliker, A., Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere, 1879.
23) — Physiologische Studien über die Samenflüssigkeit. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. VII, 1856.
24) Kolster, Ueber einen eigenartigen Prozeß in den Samenblasen des Elches. Arch. f. mikrosk. Anat., 1902.
25) Krause, W., Anatomie des Kaninchens in topographischer und operativer Hinsicht, 2. Aufl., 1884.
26) Langenbacher, Arch. f. mikr. Anat., Bd. XX, 1882, p. 92.
27) Langerhans, P., Die accessorischen Drüsen der Geschlechtsorgane. Virchows Archiv, Bd. LI, 1874.
28) Lataste, Sur le bouchon vaginal des rongeurs. Zool. Anzeiger von Carus, Jahrgang 6, 1883.
29) Leuckart, R.; Zur Morphologie und Anatomie der Geschlechtsorgane, Göttingen 1847.
30) — Vesicula prostatica. Todds Cyclopaedia of Anatomy and Physiology, Vol. IV, London 1849—52.
31) Leydig, F., Zur Anatomie der männlichen Geschlechtsorgane und Analdrüsen der Säugetiere. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. II, 1850.
32) — Lehrbuch der Histologie, 1857.
33) — Ueber die äußere Bedeckung der Säugetiere. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. X, 1859.
34) Löwenthal, Note sur la structure fine des glandes de Cowper du rat blanc. Bibliogr. anatom., T. IV, 1897.
35) Maurer, Fr., Die Epidermis und ihre Abkömmlinge, Leipzig 1895.
36) Meckel, J. F., Beiträge zur vergleichenden Anatomie, Bd. I, 1809.
37) Mihálkovics, G. V. v., Untersuchungen über die Entwickelung des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Hist., Bd. II, 1885.
38) Minot, C. S., Zur Kenntnis der Samenblasen beim Meerschweinchen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXIV, p. 211—215.
39) Müller, Joh., De glandularum secernentium structura penitiori, 1830.
40) Müller, V., Ueber die Entwickelungsgeschichte und feinere Anatomie der Bartholinischen und Cowperschen Drüse des Menschen. Arch. mikr. Anat., Bd. XXXIX, 1892.

41) Oudemans, A., Die accessorischen Geschlechtsdrüsen der Säugetiere, Harlem 1892.
42) Pousarges, M. de, Détails anatomiques sur l'appareil génital mâle du Cavia cobaya. Ann. Sci. nat. (Zool. et Paléont.), T. XV, p. 343, 1893.
43) Prévost et Dumas, Observations relatives à l'appareil générateur des animaux mâles. Ann. Sc. Nat., T. I, 1824.
44) Remy Saint-Loup, Sur les vésicules séminales et l'utérus mâle des rongeurs. Compt. rendus et Mém. Soc. de Biol., 10. Sér., T. I (= 9. Sér., T. VI), p. 32, 1894.
45) Rüdinger, Zur Anatomie der Prostata, des Uterus masculinus und des Ductus ejaculatorius, München 1884.
46) Seubert, M., Symbola ad Erinacei europaei anatomen. Dissertation Bonn, 1841.
47) Schaap, P. C. D., Die Glandulae genitales accessoriae des Kaninchens im normalen Zustande und ihre Veränderungen nach Kastration und Resektion der Vasa deferentia. Onderz. Phys. Lab. Utrecht, 1. Deel.
48) Schneidemühl, Vergleichend-anatomische Untersuchungen über den feineren Bau der Cowperschen Drüse. Inaug.-Dissert. Erlangen, Hannover 1883.
49) Spoof, A. R., Beiträge zur Embryologie und vergleich. Anatomie der Kloake und der Urogenitalorgane bei den höheren Wirbeltieren. Akad. Habilitationsschrift, Helsingfors 1883.
50) Steinach, E., Untersuchungen zur vergleich. Physiologie der männlichen Geschlechtsorgane, insbesondere der accessorischen Geschlechtsdrüsen. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. LVI, 1894.
51) Stilling, H., Beobachtungen über die Funktionen der Prostata und über die Entstehung der prostatischen Konkremente. Virchows Archiv, Bd. XCVIII, 1884.
52) — Ueber die Cowpersche Drüse. Virchows Archiv, Bd. C, 1885.
53) Stuzmann, Jul., Die accessorischen Geschlechtsdrüsen von Mus decumanus und ihre Entwickelung. Zeitschr. f. Naturwissenschaft, Leipzig, Bd. LXXI.
54) Treviranus, G. R., Beobachtungen aus der Zootomie und Physiologie, Bd. I, 1839.
55) Wagner, R., Handbuch der vergleichenden Anatomie, Leipzig 1834.
56) — Icones physiologicae, Bd. II, 1839.
57) Walker, G., Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Physiologie der Prostata nebst Bemerkungen über den Vorgang der Ejakulation. Arch. Anat. Phys., Anat. Abtlg., 1899.
58) Weber, E. H., Zusätze zur Lehre vom Bau und den Verrichtungen der Geschlechtsorgane, Leipzig 1844.
59) — Zusätze zur Lehre vom Bau und von den Verrichtungen der Geschlechtsteile. Müllers Archiv, 1846, p. 421—428.
60) Wright, R., On the so-called uterus masculinus of the rabbit. Proc. 4. internation. Congress Zool., Cambridge 1899.

Tafelerklärung.

Zur Untersuchung dienten Mikroskope der Firmen Zeiß und Leitz. Die Figuren wurden mit Hilfe der Camera lucida oder des Abbeschen Zeichenapparates angefertigt.

Abkürzungen:

a. v. d Ampulla vasis deferentis.
c. c. p Corpus cavernosum penis.
c. s Colliculus seminalis.
c. ug Canalis urogenitalis.
gl. amp Glandulae ampullarum vasorum deferentium.
gl. an Glandulae anales.
gl. cowp Glandulae Cowperi s. bulbourethrales.
gl. i. s Glandulae inguinales sebaceae.
gl. i. t Glandulae inguinales tubulosae.
gl. praep Glandulae praeputiales.
gl. prost Glandulae prostaticae.
gl. ur Glandulae urethrales.
g. p Glans penis.
p Penis.
r Rectum.
t Testis.
u Urethra.
u. m Uterus masculinus.
ur Ureter.
v. d Vas deferens.
ves. ur Vesica urinaria.
ves. v. d Vesicula vasis deferentis.

Tafel VII.

Fig. 1. Drüsen des männlichen Urogenitalapparates von Mus musculus. (Der untere, hintere Teil der Prostata [II] konnte, da er auf der abgekehrten Seite liegt, nicht mit dargestellt werden.) Die Vorhaut ist aufgeschnitten, so daß die Eichel (*g. p*) sichtbar wird. 2 : 1.

Fig. 2. Männliche Genitalorgane (nach Entfernung der Hoden) und Analdrüsen des Kaninchens (Lepus cuniculus); von der linken Seite. 1 : 1. *gl. u. p* Glandulae urethrales paraprostaticae („obere Cowpersche Drüsen" Stilling), *i. f* Inguinalfalte, haarlose Hautfalte zwischen Penis und Rectum (*r*), die das Sekret der Inguinaldrüsen (*gl. i. s, gl. i. t*) aufnimmt; *A, B, C* sind analog den Bezeichnungen Leydigs (1850, Taf. III, Fig. 25). *m. b. c* M. bulbocavernosus.

Fig. 3. Männliche Genitalorgane des Meerschweinchens (Cavia cobaya, jüngeres Exemplar). Die Eichel (*g. p*) ist durch Aufschneiden der Vorhaut (*praep*) bloßgelegt. Samenleiterblasen (*v. v. d*) und Prostata (*gl. prost*) sind noch nicht ganz auf der Höhe ihrer Entwickelung. *b. ing* Bursa inguinalis, *gub* Gubernaculum Hunteri,

m.b.c M. bulbocavernosus, *gl.prost.i*, *a* innerer, äußerer Teil der Prostata. 1 : 1.

Fig. 4. Prostata eines ausgewachsenen Männchens von Cavia; von der linken Seite. 1 : 1. *I* der innere, *II* und *III* der äußere Teil der Prostata.

Fig. 5. Männliche Genitalorgane des Igels (Erinaceus europaeus); von vorn. Die Eichel (*g.p*) ist durch Aufschneiden der Vorhaut freigelegt. *b.ing* Bursa inguinalis, *gl.prost.I*, *II*, *III* die 3 Paare prostatischer Drüsen (*gl.prost.I* = Vesiculae seminales autorum s. Glandulae vesiculares Oudemans). 1 : 1.

Fig. 6. Teil der männlichen Genitalorgane des Igels von hinten, um die Einmündungsstellen der Prostata und die Lage der Cowperschen Drüsen zu zeigen. 1 : 1. Bezeichnungen wie bei Fig. 5.

Fig. 7. a) Querschnitt durch das Vas deferens von Mus musculus mit dem erweiterten Ausführgang (*amp*) der Ampullendrüsen; in letzterem massenhaft Spermatozoen. *v.d* stark verengtes Lumen des Samenleiters, bereits mit dem Ausführgang (*amp*) kommunizierend, *ep* Cylinderepithel der Ampulle mit leistenförmigen Erhebungen. b) Querschnitt etwas höher oben; der Samenleiter (*v.d*) von den Hauptstämmen der Drüsenschläuche (*gl.*) umgeben. 30 : 1.

Fig. 8. Querschnitt durch die Ampulla vasis deferentis von Lepus cuniculus. *m* zirkuläre Muskelhülle, *gl.amp* Drüsentubuli, * Ausmündung eines der letzteren in den Samenleiter (*v.d*). 30 : 1.

Fig. 9. Querschnitt durch die Samenleiterblase von Mus musculus. *b* äußeres Bindegewebe, *m* glatte Muskelhülle, *d* Divertikel, *t* Epitheltaschen (einseitig eingestülpte Epithelduplikaturen), *s* Sekret in gekörnelten Ballen, *s'* faseriges Sekret. (Die innere dünne Bindegewebsschicht [Tunica propria] ist wegen des kleinen Maßstabes nicht gezeichnet.) 30 : 1.

Fig. 10. Drüsenepithel der Samenleiterblase von Cavia cobaya. Eisenalaun-Hämatoxylin. 1000 : 1. a) Zwischen zwei Falten gelegenes Stück des Epithels; b) Epithelzellen von einer vorspringenden Falte. *bi* Tunica propria, *c* Kapillaren, *m* glatte Muskulatur, *s.z* sekretgefüllte Zellen, *l.z* Zellen nach der Sekretentleerung.

Fig. 11. Epithelzellen des Samenleiters von Mus musculus. *a.b*, *i.b* äußere, innere Bindegewebsschicht, *l.m*, *r.m* longitudinale, zirkuläre Muskelschicht, *c* Cylinderzellen, *s* Sekrethöfe. 520 : 1.

Fig. 12. Epithelzellen der Glandulae ampullarum von Mus musculus. *m* glatte Muskelhülle, *k* Kerne, *s* Sekrethöfe. 520 : 1.

Tafel VIII.

Fig. 13. Stück eines Querschnittes durch den oberen Teil der Samenleiterblase von Lepus cuniculus, zeigt Gestalt und Anordnung der Drüsen. *m* muskulöse Wandung der Vesicula vasorum deferentium, *gl* Drüsensäckchen. 85 : 1.

Fig. 14. Querschnitt durch einen kleineren Drüsenschlauch der Prostata I von Mus musculus (oberes, an die Samenleiterblase geheftetes Bündel). Das Cylinderepithel ist stark gefaltet (rechts unten etwas zerrissen) und bildet zum Teil vom Hauptlumen sich ausstülpende Taschen (*t*). Um die Kerne der Cylinderzellen zeigen sich Sekrethöfe (*s. h*). *ba* Basalmembran, *r. m* glatte Ringmuskellage. 350 : 1.

Fig. 15. Querschnitt durch einige Tubuli der Prostata III (vorderes freies Bündel) von Mus musculus; sie sind in verschiedener Höhe getroffen, zeigen infolgedessen ein verschieden hohes und verschieden stark gefaltetes Cylinderepithel. *b* intertubuläres Bindegewebe, *rm* zirkuläre glatte Muskeln, *ep* Cylinderepithel. 85 : 1.

Fig. 16. Cylinderepithel aus dem hinteren (medialen) Teil der Prostata von Lepus cuniculus. *c*, *c'* Cylinderzellen, *ba* Basalzellen, *tr* Sekrettropfen. 900 : 1.

Fig. 17. Querschnitt durch die Urethra von Cavia cobaya. *gl. ur* Urethraldrüsentubuli, *ep* gefaltetes, mehrschichtiges Epithel der Urethra, *b* Bindegewebe. 100 : 1.

Fig. 18. Die mit *t* bezeichneten Tubuli der Cowperschen Drüse von Cavia (Figur 20) stärker vergrößert. *k* Kerne der Cylinderzellen, der Basis meist flach angedrückt. Eisenalaun-Hämatoxylin. 520 : 1.

Fig. 19. Cowpersche Drüse von Lepus cuniculus; Querschnitt durch einen Hauptausführgang (*a*) mit anliegender Drüsenmasse (*gl*); *m* quergestreifte Muskulatur, *bi* Bindegewebe, *bl* Blutgefäße, *s* Sekretröhre. 100 : 1.

Fig. 20. Stück eines Querschnittes durch die Cowpersche Drüse von Cavia cobaya; * Tubulus (Endstück), in einen der größeren Ausführgänge (*a*) mündend; *bi* intertubuläres Bindegewebe, *m* quergestreifte Muskelhülle. Eisenalaun-Hämatoxylin. 85 : 1.

Fig. 21. Stück eines Querschnittes durch die Cowpersche Drüse von Mus musculus. *t* weite Tubuli, sich in engere Drüsenschläuche *t'* verzweigend, *s* fädiges Sekret, *b* intertubuläres Bindegewebe, *m* quergestreifte Muskelhülle, *m'* einspringende Muskelzüge. 58 : 1.

Fig. 22. Querschnitt durch einige Tubuli und ein Schaltstück (*s*) der Urethraldrüsen von Mus musculus. Die Zellen der Tubuli sind durch Sekreteinschlüsse mehr oder weniger stark aufgehellt. *b* intertubuläres Bindegewebe. 735 : 1.

Tafel IX.

Fig. 23. Querschnitt durch den muskulösen Teil der Urethra von Mus musculus. *m* M. urethralis, *gl. ur* Urethraldrüsentubuli, *a* Ausführgänge derselben, *ep* mehrschichtiges Epithel der Urethra. 58 : 1.

Fig. 24. Einige Tubuli der Urethraldrüsen von Cavia, stärker vergrößert; bei * Ausmündungsstelle eines Drüsenschlauches in

die Urethra, *ep* mehrschichtiges Epithel der letzteren, *bi* Bindegewebe. 520 : 1.

Fig. 25. Glandulae urethrales paraprostaticae von Lepus cuniculus; Querschnitt durch einen Hauptausführgang (*a*) mit anliegender Drüsenmasse. *s.r* Sekretröhren, *s* Sekret, *bl* Blutgefäße, *bi* Bindegewebe. 100 : 1.

Fig. 26. Einige Tubuli der paraprostatischen Drüsen von Lepus cuniculus. t^1 fast genau quer, t^2 an der Krümmung eines Schlauches getroffen, t^3 tangential angeschnitten, *bl* rote Blutkörperchen, *bi* Bindegewebe. 1000 : 1.

Fig. 27. Cylinderzellen aus dem hinteren (medialen) Teil der Prostata von Lepus cuniculus. 900 : 1.

Fig. 28. Querschnitt (etwas schematisch) durch die Pars bulbosa urethrae von Lepus cuniculus, um Lage und Ausmündung der Gl. Cowperi zu zeigen. *dr* Drüsengewebe, *I, II, III* Ausführgänge, *bl* Blutgefäße.

Fig. 29. Querschnitt durch die Präputialdrüse von Mus musculus. *ac* Talgdrüsenacini, *b* bindegewebiges Gerüstwerk, *a* weite Hohlräume in demselben, in welche die Acini münden, *f* Fettgewebe. 30 : 1.

Fig. 30. Querschnitt durch einen ca. $6^1/_2$ cm langen Embryo von Lepus cuniculus in der Inguinalregion. 30 : 1. *e* Epidermis, *gl. an* Analdrüse (*C*), *gl. i. s* Glandula inguinalis sebacea (*A*), *gl. i. t* Glandula inguinalis tubulosa (*B*), *ha* Haaranlage, *hp* Haarpapille, *i. f* Inguinalfalte, *r* Rectum, *u* Urethra.

Fig. 31. Stück eines Querschnittes durch die braune (tubulöse) Inguinaldrüse von Lepus cuniculus. *t* Tubuli, in verschiedenen Richtungen getroffen, *bi* intertubuläres Bindegewebe. 85 : 1.

Fig. 32. Epithelzellen aus der Analdrüse (*C*) von Lepus cuniculus mit karyokinetischer Figur (Monaster, von der Fläche gesehen).

Fig. 33. Querschnitt durch den Anus von Talpa europaea. *gl. an* Ausführgänge der Anal-(Talg-)Drüse, *gl. an'* tubulöse Circumanaldrüsen innerhalb des Sphincter ani, zerstreut in letzteren ausmündend, *gl. an''* Reste der oberen tubulösen Analdrüse, *gl. s* Talgdrüsen der auf der Haut des Anus stehenden Haare (normale Haarbalgdrüsen). 15 : 1.

Zur Anatomie von Cryptoplax larvaeformis BURROW.

Von

Ernst Wettstein.

Hierzu Tafel X—XII.

Unter den Placophoren hat schon lange eine Familie, die der Cryptoplaciden, das Interesse der Zoologen erregt. Sie schien geeignet, richtige Aufschlüsse geben zu können über die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen Chitoniden und Solenogastren. Bis jetzt sind aber noch zu wenig Arten untersucht, um ein endgültiges Urteil fällen zu können. Auch die vorliegende Arbeit wird die Erkenntnis nur um einen kleinen Schritt fördern, da sie sich nur mit einer Species — Cryptoplax larvaeformis BURROW — befaßt. Zwar hat PELSENEER (1899) über letztere schon einige Angaben und Zeichnungen publiziert, dieselben sind aber zu wenig detailliert, als daß sie für eine Vergleichung genügend Anhaltspunkte bieten würden. In PLATES vortrefflichem und umfassendem Werk über Anatomie und Phylogenie der Chitoniden (1901) findet sich leider nur die Beschreibung eines einzigen Vertreters der in Frage stehenden Familie — Cryptoplax oculatus.

Es hat sich im Verlauf der Untersuchung von C. larvaeformis gezeigt, daß seine innere Organisation mit der von C. oculatus viel Aehnlichkeit hat. Es soll daher schon Bekanntes so kurz abgehandelt werden, als es die Klarheit der Darstellung erlaubt. Dafür werden die anatomischen Unterschiede etwas mehr Raum einnehmen.

Die 4 Exemplare, die mir zur Verfügung standen, sind von Herrn SUTER (Christchurch, Neu-Seeland) gesammelt worden. 3 davon waren schon in Celloidin eingebettet und wurden in Schnittserien (20—30 μ) zerlegt. Die erste (A) war früher von einem Studierenden begonnen, aber nicht vollendet worden, und

weist zahlreiche Lücken auf. Die zweite (B) ist eine Serie aus Längs-, die dritte (C) eine aus Querschnitten. Von Kernfärbemethoden gelangen am besten diejenigen mit Hämalaun oder dann mit Delafields Hämatoxylin (ersteres während 2—3 Tagen, letzteres bis 16 Stunden angewendet). Zum Nachfärben erwies sich wässerige Lösung von Eosin am geeignetsten. Für viele Schnitte kam statt Eosin die Van Giesonsche Bindegewebsfärbung nach der Vorschrift Schaffers (Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 66) zur Verwendung. Die Färbbarkeit war sehr gering und bei gewissen Organen, wahrscheinlich infolge schlechter Konservierung, teilweise so gut wie null, was zusammen mit der großen Schnittdicke die histologische Untersuchung sehr erschwerte.

Der Name des heute als Cryptoplax larvaeformis Burrow bezeichneten Chiton hat eine bewegte Vergangenheit, wie aus der Abhandlung Haddons (1886) erhellt, der die Systematik (oder besser Synonymik) kritisch bearbeitet hat. Die beste Abbildung findet sich meines Wissens bei Quoy et Gaimard (1834, p. 73, Fig. 21 u. 22), doch ist sie, besonders was den Stachelbesatz anbelangt, zu schematisch gehalten. Die Schalen hat neuestens Pilsbry (1901) untersucht. Auch bei Haddon finden sich eine Anzahl von Abbildungen. Bei dem mir noch vorliegenden intakten Exemplar sind sie (wie auch bei dem von Quoy et Gaimard abgebildeten) bis auf eine schmale rotbraune Randzone abgescheuert. Der Grundton des Körpers ist ein lichtes Gelbbraun, die Unterseite spielt etwas ins Rötliche. (Bei Quoy et Gaimard sind die Kontraste übertrieben.) Von der III. und den folgenden Schalen gehen unregelmäßige, rostfarbene Binden zur Seitenkante des Mantels. Dazwischen liegen entsprechend geformte gelbliche Stellen. Die dunkeln Flecken nehmen nach hinten an Ausdehnung zu, so daß das Tier, von einiger Entfernung betrachtet, von vorn nach hinten gleichmäßig dunkler zu werden scheint. Zwischen je 2 aufeinander folgenden Schalen sieht man jederseits einen kleinen weißen Flecken, ein Stachelbündel. Dazu kommen 4 Stück vor der I. Schale, so daß im ganzen 9 Paar vorhanden sind.

Wie kommt die Zeichnung auf der Oberseite des Mantels zu stande? Die Querbinden werden hervorgerufen durch kleine, braune **Stacheln**, während die hellen Zwischenräume mit wenigeren und meist weißlichen besetzt sind. Immer übertreffen die dorsalen Stacheln die ventralen ums Doppelte; ebenso nehmen sie nach hinten an Größe zu. Um die IV. Schale und immer zahlreicher um die folgenden treten große braune Stacheln (0,4—0,6 mm) auf.

Im 7. und 8. „Segment“ trifft man sie auch auf den Seiten des Mantels, doch sind sie dann mit wenigen Ausnahmen weißlich, d. h. ohne Pigment. Die kleinen Stacheln der Binden rivalisieren am Hinterende des Tieres an Größe mit den zuletzt genannten „Riesenstacheln“. An der seitlichen Kante des Mantels stehen die langen (0,6 mm) Saumstacheln. Sie sind sehr schlank und daher meist abgebrochen. Die Ventralstacheln kann man mit der Lupe gerade noch als feine weiße Pünktchen erkennen. Sie haben also kein Pigment.

Ueber den histologischen Bau und die Entstehung der Integumentbildungen kann ich mich kurz fassen, da BLUMRICH (1891) und PLATE (1901) die Verhältnisse bei 2 Cryptoplaxarten einer genauen Untersuchung unterzogen haben und die entsprechenden Bildungen bei C. larvaeformis keine bedeutenden Abweichungen zeigen. Die Cuticula übertrifft an Mächtigkeit die aller anderen Aplacophoren. Sie zeigt bei C. larvaeformis keinerlei Zeichnung; von Säulen, wie sie PLATE bei C. oculatus gesehen hat, ist nichts zu bemerken. Zwischen den typischen „Paketen“ („Papillen“) findet sich häufig ein niedriges Epithel mit den für die Chitoniden charakteristischen Zelllücken. Die Zellen der Pakete sind dünn und wie bei C. oculatus mit feinen, schmutzig-gelben Körnchen erfüllt. Alle Stacheln stehen mit dem Zapfen ihres Chitinbechers in einem Chitinring, und zwar besteht letzterer aus einem Stück (wenigstens bei den großen, älteren Stacheln), angelegt wird er aus zahlreichen kleinen Stäbchen. Das Chitin der Stachelbecher und -ringe färbt sich mit Eosin und Hämotoxylin; die Cuticula bleibt gelblich. Am besten sind die Ringe entwickelt an den Stacheln der Stachelbündel und den Saumstacheln, wo sie zu hohen Hohlcylindern werden. Eine Mittelstellung nehmen die übrigen großen Stacheln ein, bei den kleinen (welche die braune Zeichnung zu stande bringen) sind sie niedrig und noch mehr an den Ventralstacheln. Die Stacheln des Saumes und der Bündel sind durch ihre Stellung (und Größe) besonders geeignet, als Tastwerkzeuge zu funktionieren; vielleicht steht damit die starke Entwickelung der Ringe in Zusammenhang. Zwischen den großen Büschelstacheln finden sich ganz kleine von genau demselben Bau, also mit relativ ebenso hohen Ringen. Der Epithelstrang, der von einem Paket zum Stachel zieht, ist an seinem Ende kolbenförmig angeschwollen, so daß er dem Innenrand des Ringes anliegt. Endplatten an dem konkaven Ende des Stranges sind sehr deutlich, gelegentlich sieht man auch am gegenüberliegenden Ende des

Zapfens ein Scheibchen, doch nie scharf begrenzt. Die Bildung scheint in ähnlicher Weise zu erfolgen wie bei C. oculatus. Die Kalksubstanz und ein Teil des Chitinbechers wird abgesondert von einer großen Zelle, die auffällt durch ihren großen, bläschenförmigen Kern mit kleinem, sich stark färbenden Nucleolus. Auf Stadien, wo der Stachel schon etwas vom Epithelpaket entfernt ist, scheint sich die Bildungszelle rückgebildet zu haben; Bilder, die der Fig. 376b (Plate 1901) entsprechen würden, konnte ich nicht auffinden. Reincke (1863) bildet einen Querschnitt durch einen jungen C. larvaeformis ab. Die Stacheln sind daselbst in voller Zahl und Größe vorhanden, wie bei erwachsenen Individuen, wo sie nur weiter auseinanderrücken und relativ kleiner werden. Leider war er verhindert, die Veränderungen des Epithels bei der Stachelbildung genauer zu untersuchen.

Auf der Unterseite des Tieres sieht man die schmale, langgestreckte Fußsohle eingeengt zwischen den beiden breiten Mantelrändern. Der Fuß verliert nach vorn viel von seiner Breite und, wie Querschnitte lehren, auch von seinem Volumen. Der Abstand zwischen dem Boden der Leibeshöhle und der Fußsohle bleibt der gleiche. Da der Gesamtquerschnitt des Körpers nach vorn abnimmt, ist die Verkleinerung des Fußes nicht sehr auffällig, wohl aber die ungleiche Tiefe der Mantelhöhle: bis zur vordersten Kieme beträgt sie 1—2 mm, dann wird sie rasch 5 mm tief, um erst dicht beim After jäh auf 3 mm zurückzugehen. In dieser Vertiefung birgt die Mantelrinne auf jeder Seite die Kiemen (bei A auf jeder Seite 31, bei D links 23, rechts 24), die merobranch und abanal angeordnet sind (wie bei C. oculatus). Die vordersten stehen zwischen der VI. und VII. Schale, die hintersten trifft man wenige Querschnitte vor dem After; immerhin ist der Abstand vom letzteren mehr denn genug, um die Bezeichnung „abanal“ zu rechtfertigen. Wie Plate bei der Mehrzahl der abanalen Chitoniden fand, so sind auch hier die hintersten Kiemen die größten, und zwar ist die letzte deutlich kleiner als die zweite, welche als Maximalkieme betrachtet werden kann. Nach vorn zu nimmt die Länge ab, so daß die vordersten kaum 0,5 mm messen. Die Nierenöffnung ist zwischen der 1. und 2., die Geschlechtsöffnung zwischen der 10. und 11. Kieme, von hinten gezählt. Pelseneer (1899) hat festgestellt, daß damit C. larvaeformis unter allen Chitoniden die Maximalzahl von Kiemen (9) zwischen Nieren- und Geschlechtsöffnung besitzt.

Vor der Kiemenregion findet man auf Querschnitten an der

Innenfläche des Mantels jederseits 2 oder 3 kleine Höcker, die dadurch entstehen, daß das Epitel der gewöhnlichen Mantelrinne daselbst eine beträchtliche Höhe (das Drei- bis Vierfache der gewöhnlichen) erreicht. Leider war es unmöglich, die Histologie dieser vielleicht als Seitenorgane zu deutenden Epithelvorwölbungen genauer zu erkennen. Dorsal enthalten sie große bläschenförmige, gegen die Oberfläche zu langgestreckte, intensiv gefärbte Kerne und sind von einer Cuticula bedeckt, die vollkommen derjenigen der später zu erwähnenden „Osphradien" entspricht. Die Zahl der Seitenorgane (?) mag eine größere sein, das Epithel der Mantelhöhle fehlt auf meinen Präparaten häufig, längeres Liegen in 70-proz. Alkohol scheint seiner Konservierung nicht günstig zu sein. Mehr ventral sind immer viel Becherzellen dem Epithel eingestreut. Letztere trifft man sonst am häufigsten auf den Vasa afferentia und efferentia, d. h. an den Stellen der Kiemen, die Fuß und Mantel am nächsten liegen. Sie fehlen aber auch nicht auf der ganzen übrigen Kiemenoberfläche und an den Wänden der Mantelrinne, soweit diese Kiemen einschließt. Das Epithel der Fußsohle ist hoch und färbt sich intensiv mit Hämatoxylin; beides Eigenschaften, die PLATE von C. oculatus hervorgehoben hat.

Die Muskulatur von C. larvaeformis ist in Anpassung an die riesige Entwickelung der Leibeswand und die relativ geringe Größe der Schalen modifiziert. Die Trennung in distinkte Muskelzüge ist nicht mehr so leicht zu erkennen wie bei den Chitoniden mit geringer Mantelentwickelung. Wie PLATE für C. oculatus hervorhebt, überwiegen auch hier die Längsmuskeln im Mantel weitaus. Bei C. larvaeformis sind letztere in dem Teil des Mantels, der an die Mantelhöhle angrenzt, besonders konzentriert. Sie schließen sich damit direkt dem M. long. lat. an, der meist ventral keine scharfe Grenze zeigt. Die Kontraktion wird ein ventrales Einrollen des Tieres zur Folge haben, wobei durch die seitlichen Längsmuskeln zugleich die Schalen aufgerichtet werden. Weniger zahlreich sind Radiär- und Ringmuskelfasern. Das Bindegewebe verdrängt unter der Cuticula, besonders um die Schalen und zwischen denselben, fast alle Muskulatur.

Alle typischen Schalenmuskeln sind noch erhalten, wenn auch stark verändert. PLATE hat bei C. oculatus einen feinen Muskel jederseits in der Aorta beobachtet, den er als sekundär mit der Aorta verwachsenen letzten Rest des geraden Muskels deutet. Bei C. larvaeformis finden sich an der Wandung der Aorta feine Längsmuskeln, die jeweilen an der Verwachsungsstelle letzterer

unter dem Vorderrand einer Schale mit dem schiefen Muskel (M. obliquus) verschmelzen und sich somit am Vorderrand der Schale festheften. Sie fallen besonders im zweiten „Segment“ auf, wo sie zu zwei Bündeln seitlich der Aorta vereinigt sind. Weiter hinten tritt diese Anordnung nicht mehr so deutlich hervor, da der Muskelfasern immer weniger werden. Vor der VI. und VII. Schale sind sie sehr spärlich geworden; sie gehen von der Aorta auf die Decke des Pericards über und sind im Anfhängeband des Herzens bis zur VIII. Schale ziemlich kräftig entwickelt. Am stärksten ausgebildet sind sie, wie bei den übrigen Chitoniden, unter der I. Schale, sie reichen aber nur bis unter die Mitte und divergieren wenig.

Neben den Recti der I. Schale verlaufen 2 Muskeln, die stark auseinandergehen und sich unter dem Vorderrand der I. Schale festheften. Sie sind auf ihrem Verlauf tief in die Pharynxdivertikel eingesenkt. Die entsprechenden Muskelpaare, die vom Vorderrand der III. und IV. Schale entspringen und unter die Apophysen von II und III gehen, hängen ebenfalls frei in die Leibeshöhle hinunter (Fig. 17 und 18 *obl*) [bis auf die Zuckerdrüsen resp. den Magen]. Sie sind den schiefen Rückenmuskeln der anderen Placophoren homolog. Sie verschmelzen in den folgenden „Segmenten“ jeweilen an den vordersten Ansatzstellen mit den entsprechenden seitlichen Längsmuskeln, hängen in ihrem Verlauf auch nicht mehr frei in der Leibeshöhle, sondern sind konstant an deren Begrenzung beteiligt. Ihr Querschnitt nimmt nach hinten ab. Die Obliqui sind also wie bei C. oculatus, ferner bei Schizochiton incisus und Amicula vestita gleich den Recti stark verkümmert. „Sie scheinen durch die stärkere Entwickelung des Mantels außer Funktion gesetzt zu werden.“ (Plate, C, p. 327.)

Entsprechend der engen Lagerung der Schalen I—IV gleichen die queren Rückenmuskeln ziemlich denen von Acanthopleura. Auf Längsschnitten erscheinen sie nach oben fächerförmig ausgebreitet. Zwischen den hinteren Schalen sind die Verhältnisse wegen des großen Abstandes derselben verändert. Mit der bedeutenden Verlängerung ist eine entsprechende Reduktion des Querschnittes eingetreten. Sie heften sich als scharf begrenzte paarige Muskeln an den vorderen Apophysenenden an und gehen unter den seitlichen Längsmuskeln nach vorn und zwischen ihnen durch an die Unterseite des Hinterrandes der vorhergehenden Schale (Fig. 1 *transv*).

Der seitliche Längsmuskel (Fig. 1 *ll*) ist sehr gut erhalten als nach innen und außen scharf begrenzter Muskelzug. Ventral ist er von der übrigen Längsmuskulatur des Mantels meist nicht scharf getrennt. Er entspringt auf der Dorsalseite der Apophyse (Mitte vorn) und heftet sich fest auf der vorhergehenden Schale am seitlichen Rand der Apophyse. Dadurch wird sein Verlauf nicht streng parallel der Fußfläche (wie Plate für Acanthopleura angibt), sondern etwas nach vorn absteigend.

Ueber Transversus und Longitudinalis lateralis von C. oculatus finde ich bei Plate keine Angaben. Bei der dorsoventralen Muskulatur konnte er nicht mit Sicherheit feststellen, ob sie sich in die für die meisten Chitonen typischen Muskelgruppen zerlegen lasse. Ich habe die Verhältnisse bei C. larvaeformis nicht genauer verfolgt; doch ist so viel sicher, daß in den vorderen „Segmenten" noch eine gewisse Gruppierung vorhanden ist. Im hinteren Teil des Körpers scheint sie nicht mehr zu existieren.

Im Fuß soll sich bei C. oculatus die Muskulatur in der gewöhnlichen Weise anordnen. Bei C. larvaeformis treten die echten Längsmuskelfasern, die nur im Fuß verlaufen und nicht in die Seitenwand des Körpers aufsteigen, deutlich hervor. Sie sind auf Querschnitten über die Basis des Fußes verteilt (Fig 7). Darunter sind zwei konstante Muskelbündel über den Sinus laterales hervorzuheben. Sie scheinen sich vorn und hinten in der umgebenden Muskulatur aufzulösen. Wenn man Querschnitte von Cryptoplax mit solchen eines gewöhnlichen Chitons vergleicht, fällt die relativ bedeutendere Menge von Längsmuskeln leicht auf. Am vordern und hinteren Ende des Fußes werden die letzteren ersetzt durch schräg nach vorn resp. hinten aufsteigende Muskelfasern, die nirgends in Längsmuskeln umbiegen. Ueber der Sohle verdrängt querverlaufende Muskulatur alle andere.

Der **Darmkanal** zeigt eine große Uebereinstimmung mit dem der übrigen Chitoniden und speziell mit dem von C. oculatus.

Das Mundrohr ist ausgekleidet von einer dünnen Cuticula, die sich am Uebergang in die Mundhöhle wie bei Acanthopleura (Plate, p. 19) verdickt. Der so entstehende Cuticularing ist vorn und seitlich bedeutend dünner und schmäler als hinten, wo er sich weit in den Subradularsack erstreckt. Das Subradularorgan ist groß. Eine lokalisierte Drüse fehlt. Der Subradularsack ist hinten wie bei Acanthopleura in 2 Zipfel ausgezogen.

Der Pharynx steigt senkrecht zur Decke der Leibeshöhle auf. Seine Rückwand ist bedeckt von den Seitenplatten der Ra-

dula, die sich in der Mitte öffnet. Sie kann sich, je nach dem Kontraktionszustande, bis ziemlich weit auf das Dach der Mundhöhle umschlagen.

Die Radulascheide hat die gleiche Länge wie die von C. oculatus. Die Raduladivertikel zeigen im Epithel ihrer Decke (und am Hinterende auch am Boden) Drüsenzellen, ähnlich denen des Pharynx. Der Boden ist verstärkt durch Chondroidgewebe, an dem sich Muskeln festheften (Fig. 6 *ch*). Ein ähnlicher „accessorischer Knorpel" kommt nach Tiele (1902) Callochiton doriae zu. Die Seitenplatten gehen mit der Radula auf das Dach der Mundhöhle über, verdünnen sich aber rasch und hören plötzlich auf.

Von der Radulamuskulatur habe ich eine größere Anzahl von Einzelmuskeln auf Querschnitten verfolgt. Sie scheinen alle mit den von Plate bei Acanthopleura gemachten Befunden mehr oder weniger genau übereinzustimmen. Bei anderen war weder auf Quer- noch auf Längsschnitten Verlauf und besonders Insertion mit Sicherheit festzustellen, ich verzichte daher auf eine Beschreibung. Die Radulablasen stimmen mit denen von Acanthopleura vollkommen überein (Plate, A, p. 64). Sie sind seitlich komprimiert und divergieren nach hinten. Ihre Wandung ist verstärkt durch 2 Leisten aus Chondroidgewebe, eine innere und eine äußere. Beide sind nur vorn stark entwickelt und wölben sich daselbst stark vor. Im Hohlraum sieht man an einzelnen Stellen der Wand angelagertes Gerinnsel.

Wo der Pharynx nach hinten umbiegt, münden von oben die beiden Speicheldrüsen in ihn. Sie sind relativ ebenso groß wie bei Acanthopleura. Die Wandungen zeigen flache Ausstülpungen. Dazu kommen noch die Falten des Epithels, so daß man fast von einem gelappten Bau sprechen könnte. Wie bei C. oculatus hat sich der distale Teil des Epithels mit Hämatoxylin intensiv blau gefärbt.

Die Pharynxdivertikel sind auch hier auf das Dach des Pharynx hinaufgeklappt und stehen auf ihrer ganzen Länge mit ihm in Kommunikation. Eosin färbte ihr Epithel gar nicht, und Pikrinsäure gab ihm nur einen hellgelben Ton.

Im Pharynx, an der Vorderwand der Mundhöhle und den Wandungen des Subradularsackes (mit Ausnahme der kutikularisierten Stellen), ebenso, wie schon bemerkt, in den Raduladivertikeln ist das Epithel reich an Drüsenzellen, deren Sekret (durch Hämatoxylin gefärbt) blau granuliert erscheint und sich häufig frei im Innern des Pharynx findet.

Hinter den Pharynxdivertikeln münden von der Seite her die

beiden Zuckerdrüsen. In Form und Faltenbildung ähnlich denen von C. oculatus, fehlt ihnen aber der dreieckige Lappen, der jenen zukommt. Die rechte Drüse ist auch länger und ihr hinterer Teil der Radulascheide aufgelagert; derjenige der linken Drüse liegt unter letzterer, so daß man bei der Betrachtung auf Querschnitten den Eindruck erhält, als drehe sich die Ebene, in der Radulascheide und Zuckerdrüse liegen, um 90°. Die Form ist im übrigen etwas variabel: bei A und B unregelmäßig, dem gefüllten Magen angepaßt, sind sie bei C im ganzen Verlauf einfach schlauchförmig. Unter der Radulascheide sind linke und rechte Drüse auf einer kurzen Strecke durch Bindegewebe verbunden.

Ueber die Grenze zwischen Pharynx und Oesophagus ist man nicht einig. Nach Plate beginnt der letztere hinter der Einmündung der Zuckerdrüsen, die also noch zum Pharynx zu rechnen wären. Der Oesophagus von C. larvaeformis hat im Innern hohe Epithelfalten, die in der Längsrichtung verlaufen. Sein Durchmesser nimmt vor der Cardia stark ab, letztere ist sehr eng.

Was die Form des Magens anbelangt, so kann man ganz wohl die Beschreibung, die Plate vom Magen von C. oculatus gibt, auch auf den von C. larvaeformis übertragen. Eine Rekonstruktion von A entspricht ganz der Figur 359, Tafel XIV (C). Der Magen ist also schlauchförmig, kann aber je nach seinem Füllungszustand an einzelnen Stellen sackartige Ausbuchtungen zeigen. So liegt er bei A und B vorn dem Diaphragma an, während er bei C weit davon entfernt ist. Die typhlosolisähnliche Einstülpung der Wandung bildet $1^1/_2$—2 Spiralwindungen um den hinteren Teil des Magens. Die Leber mündet in diejenige der sie begrenzenden Darmfalten, welche der Mittelachse des Tieres näher liegt. Die Lage ihrer Oeffnungen sind aus Figur 359, Tafel XIV (Plate, C) ersichtlich. Form und Lagerung der Leberlappen waren der ungenügenden Färbung wegen nicht gut zu verfolgen. Im Innern der Leberschläuche finden sich immer zahlreiche, durch Hämatoxylin blau gefärbte Tröpfchen.

Die Grenze zwischen Magen und den Schlingen des Mitteldarmes ist nicht scharf. Bei 2 Exemplaren scheint mit dem Aufhören der „Typhlosolis“ der Uebergang in den Dünndarm stattzufinden. Bei B ist der Darm bis zur Windung 7 dem Magen an Inhalt (Gerinnsel), Form (bedeutender Durchmesser etc.), Wandung (Kerne des Epithels der Magenwandung haben sich

nicht gefärbt) sehr ähnlich. Die Windung 7 ist eng, hat hohe Längsfalten im Epithel und führt über zu den normalen Darmschlingen. Letztere enthalten ein durch Hämatoxylin blau gefärbtes Gemengsel von Nahrungspartikeln, haben einen annähernd gleichen Durchmesser und regelmäßige Form. Ihr Epithel färbt sich gut. Der Darmkanal des Exemplars B zeigt auch in anderer Hinsicht ein abweichendes Verhalten. Die ventralen Teile der Darmschlingen stülpen sich bruchsackartig aus, und diese Ausstülpungen hängen in den Sinus medianus hinein, indem sie zwischen den Quermuskeln, die dessen Decke bilden, durchtreten.

Die Darmschlingen haben einen ähnlichen Verlauf wie bei C. oculatus. Infolge ungleich starker Kontraktion (oder vielleicht als individuelle Schwankungen) zeigen sich bei den 3 Exemplaren einige Verschiedenheiten. Wichtig ist, daß auch hier keine Darmstücke direkt von vorn nach hinten verlaufen. Plate (C, p. 446) macht auf den Wert der spiraligen Anordnung der Schlingen aufmerksam. Eine Längsstreckung des Tieres, wie sie Cuming (Reeve 1846) beobachtete, ist in hohem Maße möglich, ohne daß eine gewaltsame Dehnung oder sogar ein Zerreißen des Darmes eintreten würde. Man denke nur an eine Spiralfeder, die ja ihre Dehnbarkeit auch der speziellen, spiraligen Anordnung des an und für sich so gut wie unelastischen (im gewöhnlichen Sinne des Wortes) Materials verdankt. Die Windungen werden bei der Inanspruchnahme höher, entfernen sich voneinander, ohne daß etwa eine Drehung um ihre Achse oder eine Zerreißung eintreten würde.

Plate führt den komplizierten Verlauf des Darmes auf ein einfaches Grundschema zurück, indem er eine Verkürzung des Darmrohrs und eine Drehung des hinteren Teiles um 180° annimmt. Das Schema (Fig. 14) ist in Anlehnung an Plates Figuren (C, Taf. XV) gezeichnet, von denen es sich nicht so sehr unterscheidet, wie es auf den ersten Blick erscheinen möchte. Das vordere und das hintere Ende des Darmknäuels sind nämlich so kompliziert, daß man bei graphischen Rekonstruktionen (die ich mir von allen 3 Exemplaren anfertigte) oft in Verlegenheit ist, was man als selbständige Schlinge bezeichnen soll; die Numerierung ist natürlich noch willkürlicher. Immerhin scheinen sich die Darmschlingen von C. larvaeformis noch um eine halbe Windung (6, 7, 22, 31, 19) verlängert zu haben gegenüber denen von C. oculatus. Das Schema entspricht dem Verlaufe des Darmes von C. Die Schlingen sind etwas auseinandergezogen gedacht.

In Wirklichkeit folgt 16 dicht auf 1, 18 auf 3 u. s. w. Als sichtbar (ganz ausgezogene Linien) sind die Teile gezeichnet, die der Leber aufliegen oder nur von wenigen Leberschläuchen bedeckt werden, also bei einer Betrachtung von oben gesehen werden können.

Die Leber, deren Schläuche durch lockeres Bindegewebe zusammenhängen, setzt einer Dehnung wohl nur geringen Widerstand entgegen, ebensowenig die spiralig verlaufende Arteria visceralis. Auch der Magen scheint sich der Lebensweise angepaßt zu haben.

Das Rectum verläuft in einer Höhlung, deren Decke vom Boden des Pericards, deren Wände und Boden von (der Leber und) den Nierenschläuchen gebildet werden. Bei einem Exemplar (C) hängt es in einer Membran, die sich im Bindegewebe des Bodens des Pericards oder im Bindegewebe, das die Nierenkanälchen zusammenhält, verliert. Von endothelartigen Bildungen, wie sie Haller (1902) neuerdings wieder abbildet (Text p. 315, Fig. 256) konnte ich keine Spur entdecken.

Das **Nervensystem** von Cryptoplax larvaeformis weist einige interessante Differenzen von dem der anderen Chitoniden auf; Differenzen, die Plate schon bei C. oculatus hervorhob, und einige wenige, die erst bei unserer Art auftreten.

Das Cerebralmark ist auch hier an einer bindegewebigen Membran in der Kopfhöhle aufgehängt (Fig. 2 *cer*). Von Nerven lassen sich die von Plate mit 2, 3 und 5 bezeichneten leicht konstatieren, sie gehen in die Stirnseite des Mantels und in die Mundscheibe; dagegen fehlen die medianen (4) vollständig. Ein Querschnitt zeigt die typische Anordnung der Kerne (Plate): das Cerebralmark zerfällt durch einspringende Kernanhäufungen gleichsam in 3 Stränge. Der mittlere tritt dadurch hervor, daß ihm zuweilen ein Kernbelag fast vollständig abgeht; auch ist oft nur eine Zweiteilung zu erkennen: in einen dorsalen (oder äußeren), dem Lateralmark, und einem ventralen (oder inneren), dem Pedal- plus Subcerebralmark entsprechenden Strang.

Wie bei Cryptoplax oculatus entspringen die Buccalkonnektive vom hintersten Teil des Cerebralhalbringes, und zwar von der inneren (der Subcerebral-)Seite. Bei den übrigen Chitoniden zweigen sie vom Subcerebralmark selbst ab, bei Solenogastren, wenn sie vorkommen, von den Cerebralganglien (vergl. Plate, C p. 494). Die Konnektive sind in sehr feste, bindegewebige Scheiden eingehüllt und entbehren fast vollständig der Kerne.

Der Buccalring zeigt 4 deutlich getrennte Buccalganglien

(Fig. 2 *g. bucc 1*, *g. bucc 2*). Das Verbindungsstück zwischen je zwei gleichseitigen Ganglien ist kurz. Es hat einen gewissen, wenn auch nicht kontinuierlichen Kernbelag und stimmt hierin überein mit der hinteren Kommissur, während die vordere sehr dünn ist und so gut wie keine Kerne besitzt. Sie liegt dem Dache der Mundhöhle auf und ist wegen ihrer geringen Entwickelung auf Schnitten oft kaum aufzufinden.

Bouvier und Fischer (1898) fanden bei „Chiton" fasicularis auch 4 Buccalganglien und Thiele (1892) bei Chiton rubicundus sogar 5. Das unpaare 5. Ganglion lag „zwischen Oesophagus und Radulascheide". Bei Cryptoplax larvaeformis ist diese Stelle, wie bei C. oculatus, ohne Kerne. Wie der Längsschnitt (Fig. 2) zeigt, stimmen die Buccalganglien mit denen von C. oculatus darin überein, daß sie an Größe mit dem Cerebralmark zu konkurrieren vermögen.

Auf Querschnitten lassen sich eine Anzahl Nerven, die vom Buccalring ausgehen, verfolgen. Von der Eintrittsstelle der Konnektive in den Buccalring läuft jederseits ein Nerv zu Buccalmuskeln (Plate, 16), die er zu innervieren scheint. Von der Mitte der hinteren Kommissur gehen 2 Nerven an das Dach der Radulascheide (Fig. 22 *n. bucc 2*). Unzweifelhaft am wichtigsten aber sind die 2 Nerven (die auch Plate besonders hervorhebt), die in der Rinne zwischen Pharynx und Pharynxdivertikeln (Fig. 22 *n. bucc 1*) nach hinten laufen. Sie lösen sich auf dem Oesophagus in zahlreiche Zweige auf, von denen sich einige sogar auf der Dorsalseite der Zuckerdrüsen und auf dem vorderen Magen nachweisen lassen. Von einer anderweitigen Innervation der Eingeweide habe ich nichts bemerkt.

Dicht hinter der Abgangsstelle der Buccalkonnektive teilt sich das Cerebralmark in Lateral- und Pedal- plus Subcerebralmark. An der Trennungsstelle der letzteren beiden entspringen die Subradularkonnektive, die neben und über dem Subradularsack nach hinten zu den Subradularganglien verlaufen. Sie sind, wie die Buccalkonnektive, von einer festen bindegewebigen Hülle umgeben und entbehren nahezu vollständig der Kerne.

Das Subcerebralmark verbindet gleich einer großen Pedalkommissur die beiden Fußstränge. Die Kerne bilden, wie Plate betont, keinen kontinuierlichen Belag, sind aber immerhin weit zahlreicher als an irgend einer Kommissur. Eine Anzahl Nerven gehen vom Subcerebralstrang nach vorn in die Muskulatur der Mundscheibe.

Bevor Pedal- und Lateralstränge in die Muskulatur einsinken, sind sie auch hier jederzeit noch durch ein Konnektiv verbunden, dem keine Pedalkommissur entspricht.

Die beiden Pedalstränge durchlaufen ungefähr parallel den langen Fuß bis nahe an sein hinteres Ende. Wo sich vorn der Sinus medianus gabelt, geht unter ihm die erste Pedalkommissur durch, die alle folgenden an Größe und durch ihren Reichtum an Kernen übertrifft. Die Kerne der Pedalstränge liegen in Mehrzahl, entsprechend den Austrittsstellen der Kommissuren und Fußnerven, median und ventral. Letztere entspringen vom inneren Rand und können den Kommissuren eine Strecke weit anliegen, so daß es scheint, als würden sie aus ihnen entspringen. Sie verästeln sich erst dicht über der Sohle. Am Hinterende des Fußes nähern sich die Pedalstränge auf die Hälfte der gewöhnlichen Distanz und hören ganz plötzlich auf. Auch aus den Zeichnungen Pelseneers (1899, Fig. 57, 67, 82) ist ein Zusammenrücken der Fußmarkstämme ersichtlich. (Bei C ist die hinterste Pedalkommissur größer als die vorhergehenden und enthält auf der Ventralseite zahlreiche Kerne.)

In der mittleren Körperregion liegen die Kommissuren dicht unter der den Sin. med. begrenzenden Muskulatur. Noch näher kommen die Lateropedalkonnektive der Leibeshöhle, doch konnte ich nie eine Abzweigung zu den Eingeweiden beobachten, obschon die Konnektive sehr zahlreich sind. Nach Plate fehlen bei C. oculatus „an der hintersten Fußspitze“ die Lateropedalkonnektive. Fig. 8 zeigt ein Stück eines Längsschnittes von C. larvaeformis mit dem letzten rechtsseitigen Lateropedalkonnektiv (*c. lp*), das nahe dem Hinterende des Pedalmarks entspringt und seitlich und über dem Rectum am Pleurovisceralstrang inseriert. Meist trifft man auf demselben oder doch auf benachbarten Querschnitten Kommissur, Konnektiv und Fußnerven; ebenso die Mantelnerven des Pleurovisceralmarks. Hier fällt die Uebereinstimmung, worauf Plate bei Acanthopleura echinata hinweist, besonders in der Kiemenregion auf, doch sind an keinem Markstrang von Cryptoplax gangliöse Anschwellungen zu bemerken.

Die Kerne liegen im Lateralmark vorwiegend lateral und dorsal. Hinter dem Rectum vereinigen sich die beiden Stränge wie bei allen Chitoniden, ohne im geringsten von ihrem Markstrangcharakter einzubüßen. Zahlreiche große Nerven gehen von diesem Bogen in den Mantel (Fig. 9 u. 10 *n*). Diese Verbindung der Pleurovisceralstränge über dem Darm ist jedoch nicht allein.

Zwischen Rectum und dem Verbindungsbogen der beiden Lateralstränge besitzt Cryptoplax larvaeformis eine Ganglienmasse, die mit dem linken und dem rechten Pleurovisceralstrang in Verbindung steht und somit eine Art „suprarektaler Kommissur“ bildet. Sie ist aber histologisch verschieden sowohl von den Marksträngen als auch den Kommissuren und nimmt unter den nervösen Organen von Cr. larvaeformis eine Sonderstellung ein. Zum Teil hängt sie frei im Lumen des abführenden Gefäßes, zum Teil ist sie der Muskulatur und dem Bindegewebe, die letzteres von Rectum und Leibeshöhle trennen, eingelagert, immer aber ist sie von einer sehr zarten bindegewebigen Hülle umgeben. Fig. 10 zeigt die Ursprungsstelle aus dem rechten Pleurovisceralstrang. Die „Suprarektalkommissur“ (*com. spr*) erscheint dort gleich einer Ausstülpung der Rindenschicht des Lateralmarks. Eine feine Streifung, die auch stellenweise an den übrigen Teilen der Kommissur zu sehen ist (*str*) zeigt den quer zur Längsachse des Tieres erfolgenden Verlauf der Nervenfasern. Viel auffälliger aber sind die zahlreichen Kerne, die zwar an der Wandung am dichtesten liegen, aber auch auf den ganzen Querschnitt (Fig. 8 *com. spr*) in großer Menge verteilt sind. Dicht an der Ursprungsstelle inseriert auch das letzte Lateropedalkonnektiv (*c. lp*); doch ist es, wie überhaupt alle Nerven, durch seine bindegewebige Hülle scharf von der Ganglienmasse der „Suprarektalkommissur“ getrennt. Sowohl auf Längs- wie Querschnitten erscheint die Form der letzteren sehr unregelmäßig, bei A reicht sogar eine ventrale Ausstülpung hinein in den muskulösen Boden des abführenden Gefäßes, ist aber auch dort immer scharf begrenzt. Nerven, die aus der Kommissur entspringen würden, konnte ich keine auffinden.

Bei keinem Chitoniden wurde bis jetzt eine Kommissur beobachtet, die, ähnlich der eben beschriebenen, die Pleurovisceralstränge über dem Darm verbinden würde. Dagegen sind bei Solenogastren, z. B. bei Proneomenia Sluiteri (Heuscher, 1892) solche dorsale Kommissuren zwischen den Pleuralganglien vorhanden.

Das von Pelseneer und Plate als Osphradium beanspruchte Sinnesepithel findet sich auch bei C. larvaeformis zwischen Analpapille und letzter Kieme. Es zeigt dieselbe histologische Beschaffenheit wie bei Nuttalochiton hyadesi (Plate, B, p. 152). Seine Länge beträgt über 1 mm, es wird daher wahrscheinlich auch makroskopisch sichtbar sein. Die nervöse Innervation habe ich nicht beobachtet.

Da die Schalen bei allen Exemplaren sehr abgescheuert waren, blieben nur die Aestheten dem Rande nach erhalten. Mikraestheten, die PLATE bei Cryptoplax für atavistisch hält (BLUMRICH fand keine und PLATE nur ganz wenige), scheinen C. larvaeformis ganz zu fehlen.

Die Muskulatur des Körpers hat sich bei Cryptoplax in Anpassung an seine Lebensweise mächtig vergrößert, hat aber, da sie gegenüber derjenigen der übrigen Chitoniden eher vereinfacht worden ist, nicht eine Vergrößerung des zentralen Nervensystems nach sich gezogen, so daß letzteres scheinbar zurücktritt. Daß es keine wirkliche Rückbildung ist, beweist schon das Vorkommen von 4 Buccalganglien und der suprarectalen Kommissur.

Das **Blutgefäßsystem** stimmt im allgemeinen überein mit dem der übrigen Chitoniden. An eigenwandigen Gefäßen finden sich auch hier nur Aorta, Art. visceralis und vielleicht die Anfangsteile ihrer Verzweigungen. Daraus folgt, daß keine strikte Trennung in arterielle und venöse Bahnen möglich ist, denn aus den übrigen Gefäßen, die bloße Lücken im Bindegewebe und in der Muskulatur sind, wird arterielles und venöses Blut gegenseitig durchsickern.

Das Cölom erhält sich bei erwachsenen Chitoniden in zwei getrennten Abschnitten, einem vorderen, der Gonade, und einem hinteren, dem Perikard. Letzteres erstreckt sich bei C. larvaeformis vom hinteren Ende der Leibeshöhle bis in die Mitte zwischen der VI. und der VII. Schale (Fig. 13 *per*). Die Wandung besteht aus Endothel, dem außen eine dünne Lage von Bindegewebs- und Muskelfasern aufliegt. Dorsal und lateral ist sie mit der Muskulatur der Schalen und des Mantels verwachsen. Auch die Form des Perikards ist der von Acanthopleura ähnlich, nur scheint bei C. larvaeformis das Vorderende bedeutend komplizierter zu sein. Die Aorta entspringt nämlich nicht aus der Spitze des Herzbeutels, sie tritt unter der Mitte der VII. Schale ventral aus. Dadurch kommt es eine Strecke weit zur Bildung eines ventralen Mesocardiums (Fig. 13, 20, 21 *mesc'*), das zusammen mit dem dorsalen das Perikard in eine linke und eine rechte Hälfte teilt. Wo das dorsale Mesocardium aufhört, hat sich der Austritt der Aorta aus dem Perikard vollzogen. Letzteres erstreckt sich als flacher Schlauch über der Aorta (Fig. 13 *per'*) bis nahe dem Hinterende der VI. Schale. Dieser unpaare vordere Abschnitt ist bei keiner anderen Form erwähnt worden. Dagegen hat ihn PLATE bei C. oculatus auf Querschnitten „durch Intersegmentum 6/7“

(Fig. 370 u. 380) gezeichnet, obschon er im allgemeinen Teil seiner Abhandlung (C, p. 478) schreibt, das Perikard von C. oculatus endige schon in der Mitte des 7. „Segments". Bei allen übrigen Chitoniden setzt „es sich mit einem dreieckigen Zipfel bis zur Mitte des 6. Metamers fort", ausgenommen bei Cryptochiton stelleri, wo es bis zum „Intersegmentum 5/6" reicht.

Die Herzkammer hat die typische langgestreckte Form (Herzschlauch) und ist im Perikard an einem dorsalen Mesocardium, das von hinten nach vorn an Höhe zunimmt, aufgehängt. Nur vor den Ostien ist letzteres je von einer kleinen Oeffnung durchbrochen. Im allgemeinen sehr schmal, treten seine Endothellamellen am Hinterende plötzlich aneinander und lassen die Herzmuskeln sich direkt an der dorsalen Wand des Perikards ansetzen (Fig. 3, 4). Bei einer Wegpräparation letzterer muß somit das Herz hinten offen scheinen. Bei den übrigen Chitoniden endet es mit „einer geschlossenen Spitze" (Plate), „en caecum" (Pelseneer). Das Hinterende des Ventrikels von C. larvaeformis steht also gleichsam auf dem Stadium des Ventrikels bei den Solenogastren. Bei Acanthopleura ist das Aufhängeband (Plate, A, p. 106) hinten am schmalsten und nimmt dann an Breite zu, so daß es vorn dem Aortenstiel an Breite fast gleichkommt. Von einem ventralen Mesocardium ist keine Rede. Die Aorta tritt somit dorsal aus.

Pelseneer (1899, p. 15) gibt an, daß bei C. larvaeformis das Aufhängeband nur über „toute la partie antérieure, jusqu'à la deuxième communication ventriculo-auriculaire" reiche.

Die Herzmuskulatur ist wie bei Acanthopleura angeordnet (Plate, A, p. 106). Sie besteht zur Hauptsache aus schrägen Muskeln, die von oben-hinten nach unten-vorn verlaufen und von unten-hinten nach oben-vorn, sich somit kreuzen. Sie beschreiben etwas mehr als halbe Kreis- (oder besser Ellipsen-) bogen. Längsmuskeln trifft man am Hinterende und in der Umgebung der Atrioventrikularklappen. Letztere sind durch Ringmuskeln gebildet, zwischen welchen sich Bindegewebe findet, das sonst an Herzmuskeln gering entwickelt ist. Das eine Paar Ostien findet sich unter dem Vorderrande der Apophysen der VIII. Schale, das zweite Paar unter der Mitte derselben Schale (Fig. 13 *o*).

Unter der VII. Schale, wo, wie erwähnt, die Aorta aus dem Perikard tritt, kommt es zur Bildung des ventralen Mesocardiums. Da die beiden Endothellamellen, die es seitlich begrenzen, weit auseinanderstehen, bildet der bindegewebige und muskulöse Boden des Perikards auf eine größere Strecke die ventrale Begrenzung

des Ventrikels (Figg. 20, 21). Eine scharfe Trennung zwischen der Muskulatur des Herzschlauches und derjenigen der Perikardwand ist hier so wenig vorhanden wie am Hinterende.

Beim Uebergang in die Aorta beginnen Ringmuskelfasern (umhüllt von Bindegewebe) aufzutreten, die in gleichem Maße als die typischen Herzmuskeln verschwinden, an Zahl zunehmen (Fig. 21) und so an einer Stelle einen förmlichen Sphinkter bilden, der auch äußerlich als Anschwellung sichtbar ist (Fig. 13). Er bezeichnet den vorderen Abschluß des Ventrikels. Es unterliegt wohl keinem Zweifel, daß diesem Sphinkter eine Bedeutung zukommt für die Blutzirkulation, indem bei seiner Kontraktion ein Rückströmen des Blutes von der Aorta in die Herzkammer unmöglich ist. Pelseneer (1899, p. 18) konstatiert, daß bei Chitoniden eine „valvule“ vorhanden sei (Pl. IV, Fig. 32), tritt jedoch nicht auf deren histologische Struktur ein; nach der Zeichnung (Boreochiton marginatus) hat man es mit wirklichen Klappen, ähnlich denen zwischen Vorhof und Herzkammer zu tun. Ein Längsschnitt durch die entsprechende Region von C. larvaeformis zeigt nur 2 niedrige, durch die Anhäufung der Ringmuskelfasern entstandene Anschwellungen, die sich nach vorn und hinten gleichmäßig abflachen.

Die beiden Vorhöfe stimmen in Bau und Lagerung mit denen der meisten Chitonen überein. Man macht sich am besten ein Bild von ihnen, wenn man sich vorstellt, das Blut der abführenden Kiemengefäße habe die Seitenwand der Perikards nach innen eingestülpt und diese Einstülpung trete jederseits durch die zwei Atrioventrikularöffnungen (Ostien) mit dem Herzschlauch in Verbindung. Ihre Wandung besteht also gegen den Hohlraum des Herzbeutels aus Endothel und gegen das Innere der Atrien aus einer sehr dünnen Lage von Muskel- und Bindegewebfasern. Zu den vier Oeffnungen, die das Blut aus der Vena branchialis gegenüber den Ostien in die Vorhöfe treten lassen, kommt noch die unpaare mediane Lücke in den Canalis communis atriorum. Alle fünf zeigen annähernd dieselbe Weite.

Die Atrien haben die Rolle von Blutreservoirs, die den konstanten Strom des Blutes von den Kiemen her aufnehmen und es bei der Diastole ins Herz eintreten lassen. Ihr Volumen ist daher ein wechselndes; bei zwei Exemplaren erfüllen sie einen großen Teil des Perikards, beim dritten sind nur die Teile zwischen den Atrialporen und den Ostien und das mediane Stück des Can.

communis deutlich, die dazwischen liegenden Partien sind mit der seitlichen Leibeswand verklebt.

Plate schreibt (C p. 479), daß „jede Vorkammer mittelst einer schmalen Seite an das Mantelgewebe angrenzt, welche von einem zarten Endothel ausgekleidet wird". Im Innern von blutführenden Organen der Chitonen (und der Mollusca überhaupt) ist nirgends ein Endothel beobachtet worden; ob also nicht ein Irrtum vorliegt?

Querschnitte lassen eine deutlich ventrale Lagerung der Atrioventrikularöffnungen erkennen (Fig. 13 *o*). Die Blutströme aus zwei sich entsprechenden Ostien werden also nicht direkt gegen einander prallen. Durch diese Disposition, sowie ein medianes Muskelseptum zwischen den zwei vorderen Ostien (wie es Plate auch für Acanthopleura nachwies) ist ein schnelles Eintreten des Blutes aus den Atrien in den Ventrikel sehr erleichtert.

Inkonstante Atrialpori wurden in keiner Serie beobachtet.

Die Aorta beginnt also unter der Mitte der VII. Schale und verläuft in der Medianen dicht unter der Rückenwandung nach vorn bis unter das Vorderende der II. Schale. Sie ist ein bindegewebiges Rohr (Struktur siehe Plate A, p. 117) von wechselndem Querschnitt, doch meist dorsoventral abgeplattet. Nur jeweilen dicht vor den Schalen ist sie mit der dorsalen Körperwand verwachsen. Vor und hinter der Verwachsungsstelle findet sich wie bei Acanthopleura ein Gewirr von Bindegewebe, das mit Blutgerinnsel erfüllt ist. Eine dorsale Blutlakune im Sinne Plates (A p. 111) ist nicht vorhanden, da die Gonade, der die Aorta aufliegt, unter den Schalen nur durch loses Bindegewebe schwebend erhalten wird.

Vorne liegt die Aorta dem Pharynx dorsal dicht an. Indem sie sich trichterförmig erweitert, scheint ihre Wandung in das Bindegewebe von Pharynx und Körperwand überzugehen. Der so entstandene Sinus erhält seinen vorderen Abschluß durch die Pharynxdivertikel. Das Blut kann daraus nur durch zwei Lücken im Bindegewebe, das das Darmrohr mit der Leibeswand verbindet, in die Kopfhöhle gelangen. Die Verhältnisse scheinen bei anderen Chitonen ähnlich zu sein.

Die Genitalarterien entsprechen in ihrem Verhalten ganz den von Plate bei Acanthopleura gemachten Beobachtungen. Sie stehen in einer Reihe hintereinander (Fig. 13 *a. gen*). Die hinterste Arterie übertrifft die anderen an Größe. Sie tritt durch die dorsale Vorwölbung des Ovars, aus der die Ovidukte entspringen,

indem sie sich zugleich in mehrere Aeste teilt. Ihre Verzweigungen — es sind deren etwa 40 — versorgen den Gonadenblindsack. Mit dem Schwinden des Ovariums nach vorne nehmen die Arterien an Größe und Zahl der Verzweigungen ab.

Der Austritt der Dorsalarterien aus der Aorta erfolgt jeweilen auf der kurzen Strecke, wo letztere mit der Leibeswand verwachsen ist. Sie sind immer paarig und treten über die Apophysenflügel nach außen. Hierbei gehen sie über die seitlichen Längsmuskeln weg. Am besten sind sie entwickelt vor der VI. und VII. Schale, hier haben sie auch (neben der Arterie der VIII. Schale) die größten Mantelpartieen zu versorgen. Beide Paare zeigen denselben Verlauf: sie gehen in großen Bogen durch den dorsalen Mantel und münden in die Vena pallialis, welches Verhalten Plate bei C. oculatus bei einer Art dorsalis beobachtete. Die Arterien der III., IV. und V. Schale verästeln sich im Mantel, den sie, wie übrigens auch diejenigen der II., IV. und VII. Schale, bis zur Ventralseite mit arteriellem Blut versorgen. Aus dem Sinus am Vorderende der Aorta (siehe diese) gehen zwei Gefäße seitlich ab (Fig. 22 *a. dors*), die den für die Dorsalarterien typischen Verlauf zeigen. Vorn aus der Kopfhöhle entspringen zwei Gefäße, gehen seitlich vom Vorderrand der I. Schale über dieselbe und verästeln sich in der Stirnseite des Mantels; sie mögen daher wenigstens funktionell als Arteriae dorsales angesprochen werden. Bliebe also noch das „Intersegmentum" VII/VIII und das Hinterende des Mantels auf seine arterielle Blutversorgung zu untersuchen: Dicht vor dem Sinus der VIII. Schale entspringt aus dem Herzen unpaar ein weitlumiges Gefäß, das durch das Aufhängeband in die dorsale Muskulatur übertritt (Fig. 13 *a. dors*) und sich hierbei in zwei Aeste spaltet, die seitlich der VIII. Schale nach hinten verlaufen. Hierbei geht dicht über der Zweiteilung jederseits eine große Abzweigung in den Mantel des „Intersegmentums" VII/VIII. Seitlich und hinter der VIII. Schale zweigen sich eine größere Anzahl von Lücken ab, die beiden Hauptstämme aber vereinigen sich hinten. Ihrer Größe und Lagerung wegen sind auch diese Blutgefäße den Dorsalarterien angereiht worden.

Nach Plate fehlen die Intersegmentalarterien, die er von Acanthopleura (A p. 115) eingehend beschrieb, vollständig bei C. oculatus. Bei C. larvaeformis geht je unter den Hinterrand der II. und III. Schale ein zartwandiges Gefäß (Fig. 5 *a. int*). Auch vor der VII. Schale war der Austritt aus der Aorta (allerdings

etwas seitlich) sicher nachzuweisen. Im übrigen sah ich wohl das Lückensystem unter dem Hinterrand der anderen Schalen, konnte aber keine Abzweigung von der Aorta oder dem Herzen nachweisen; doch glaube ich nicht fehlzugehen, wenn ich die beschriebenen Gefäße als Intersegmentalarterien und die Lücken unter den Schalen als die Verzweigungen solcher anspreche.

Der von PLATE bei C. oculatus als Pallialvene bezeichnete Sinus tritt auch bei C. larvaeformis in ganz entsprechender Weise auf und scheint demnach ein Charakteristikum der Familie der Cryptoplaciden zu sein. Er entspringt aus der Kopfhöhle dicht vor dem Diaphragma an der lateralen Leibeswand (Fig. 15 *v. pall*) und verläuft aussen von Lateralmark und zuführendem Kiemengefäß nach hinten bis zum Beginn der Vena branchialis, wo er, rasch enger werdend, verschwindet. Sein letztes Ende kommuniziert vielleicht mit dem Lückensystem zwischen Arteria branchialis und Leibeshöhle. Wie oben erwähnt, erhält die Vena pallialis durch Vermittelung der Dorsalarterien VI. und VII. direkten Zufluß von der Aorta.

In denselben „Segmenten" steht sie durch je ein Gefäß in Verbindung mit dem Sinus lateralis. Dieser entspringt am Boden der Kopfhöhle zwischen Pedal- und Lateralmark und zieht, umhüllt von Bindegewebe, seitlich und unten von ersteren nach hinten (Figg. 15—18, 11—12 *s. lat*). Im vorderen Körperdrittel von ovalem bis kreisförmigem Querschnitte wird er weiter hinten immer spaltförmiger und hört vor den Pedalsträngen auf. Queranastomosen wurden keine beobachtet.

Pallialvenen (vielleicht besser Pallialarterien) und Lateralsinus versorgen offenbar Teile des Mantels und den Fuß mit arteriellem Blut, das sie aus der Kopfhöhle und auf sozusagen kurzem Wege vom Herzen erhalten. Der Wert der Gefäßschlingen zwischen Aorta und Pallialvenen und Pallialvenen und Lateralsinus leuchtet ein, wenn man die langgestreckte Körperform bedenkt; sie läßt es nötig erscheinen, daß die Organe auf möglichst direktem Wege, der einen zu frühen Sauerstoffentzug verhindert, mit arteriellem Blut versorgt werden.

Für die Zirkulation des arteriellen Blutes ist das Diaphragma, welches die Kopf- von der übrigen Leibeshöhle trennt, von Wichtigkeit. Es zeigt im großen und ganzen Verhältnisse, die mit den von PLATE bei Acanthopleura (A p. 36) beschriebenen übereinstimmen. Seine Anheftungslinie umgrenzt eine Ebene, die senkrecht steht über dem Vorderrand des Fußes. (Die

Querschnitte Fig. 15—18 sind etwas schräg von hinten oben nach vorn unten geführt, das Diaphragma ist mit dunkeln Linien eingezeichnet.) Nimmt man nun an, diese Ebene sei repräsentiert durch eine elastische Membran, die durch die auswachsende Radulascheide etwas oberhalb ihrer Mitte trichterförmig nach hinten vorgewölbt werde, so hat man ein ungefähres Bild vom Aussehen des Diaphragmas bei C. larvaeformis. Das Rohr dieses so entstanden gedachten Trichters umhüllt die Radulascheide und verengt sich hinten in die Arteria visceralis. Die Zuckerdrüsen (Fig. 15—18 *Z*) liegen dem Diaphragma seitlich und weiter hinten unten an; sie sind mit ihm wie bei Acanthopleura durch Bindegewebe verwachsen. Nur wenn der Magen wohlgefüllt ist, erreicht er das Diaphragma und vermag es dann etwas nach vorn vorzuwölben.

Nun liegen aber in der Kopfhöhle die Freßwerkzeuge, die eine komplizierte Muskulatur haben, welche sich unter der II. und III. Schale festheftet, also auf irgend eine Weise durch das Diaphragma gelangen muß. — Wie C. oculatus, so hat auch C. larvaeformis zwei Gruppen von Retraktoren. Einfach sind die Verhältnisse bei der hinteren, wo jedem einzelnen Muskel eine Oeffnung im Diaphragma entspricht (Fig. 18), so daß, wenn wir die Muskeln herausgezogen denken, das Diaphragma sich als ein grobes Sieb repräsentieren würde. Der vorderen Retraktorengruppe entspricht dagegen jederseits zwischen Oesophagus und Zuckerdrüsengang eine einheitliche Lücke (Fig. 16). Ventral treten noch zwei kleine Muskeln, vom Boden der Leibeshöhle kommend, durch das Zwerchfell; die dadurch entstandenen Oeffnungen sind aber von Bindegewebe verschlossen. Im übrigen scheint das Diaphragma vollkommen dicht zu sein. Die „winzigen Löcher", von denen Plate bei Acanthopleura spricht (A p. 36) scheinen hier zu fehlen. — Die Kopfhöhle würde also mit der übrigen Leibeshöhle direkt kommunizieren durch die zwei Oeffnungen, durch welche die vorderen Retraktoren durchtreten und durch die zahlreichen Löcher, welche den hinteren Retraktoren entsprechen. Wie aber die Figuren zeigen, lassen die Muskeln nur wenig Raum für den Durchtritt der Leibesflüssigkeit; sie wird folglich zur Hauptmasse in die Arteria visceralis und die Gefäße des Fußes und des Mantels gelangen. Hierbei hilft noch eine Einrichtung mit, die am besten aus den Bildern (Fig. 15—17) verständlich wird: Vom inneren (oberen) Rand der Zuckerdrüsengänge geht jederseits eine bindegewebige Membran (*diaphr'*) nach innen und unten und heftet sich ventral nahe der Medianen fest, vorn am Boden der

Kopfhöhle (Fig. 15 und 16) weiter hinten am Boden des Diaphragmentrichters (Fig. 17). Der Eingang des letzteren wird dadurch in drei Fächer geteilt: einem unpaaren, mittleren mit Radulascheide und vorderen Retraktoren und zwei seitlichen mit den hinteren Retraktoren und den Radulablasen. Die bindegewebigen Scheidewände werden neben der Radulascheide von einigen Muskeln durchbrochen. Dicht hinter der vorderen Retraktorengruppe schließt sich das Diaphragma (dorsal) wieder (Fig. 17) und die medianen Membranen hören auf. Es scheint mir denkbar, daß letztere beim Abdichten der dorsalen Oeffnungen (durch Anliegen an die vorderen Retraktoren) eine Rolle spielen. Das Blut, das von der Kopfhöhle (resp. der Aorta) ventral herkommend, ziemlich freien Durchpaß durch die beiden seitlichen Fächer des Diaphragmentrichters findet, drängt die beiden mittleren Membranen gegen die Muskulatur, die ihren Zwischenraum fast ganz erfüllt.

Einige bindegewebige Züge gehen nach der Cardiaregion an die dorsale Leibeswand, ähnlich dem Diaphragmenteil *zw'* auf der Fig. 13 bei Acanthopleura (Plate A, Taf. I). Bei C. oculatus konnte Plate infolge ungünstiger Verhältnisse leider nur konstatieren, „daß also wahrscheinlich dieses Organ“ (Diaphragma) „so vollständig wie bei den meisten höheren Chitonen vorhanden ist“. Die medianen Scheidewände sind meines Wissens bei keinem anderen Chitoniden beobachtet worden. Bei C. larvaeformis waren die Verhältnisse nur auf Querschnitten deutlich erkennbar.

Wie erwähnt, verengt sich die bindegewebige Hülle, welche die Radulascheide umgibt, am hinteren Ende derselben zur Arteria visceralis (Fig. 13 *a. visc*). Sie verläuft mehr oder weniger regelmäßig in einer Spirale zwischen den Leberlappen bis zum Hinterende der Leibeshöhle (bei C. oculatus auf der Oberfläche) und giebt hierbei zahlreiche Verzweigungen ab, die man auf jedem Querschnitt an ihren festen Wandungen leicht erkennt.

Unter den für die Blutzirkulation des Mantels wichtigen Gefäßen sind zu nennen die beiden zuführenden Kiemengefäße (Arteriae branchiales; denn, während sie sich bei den meisten Chitonen nur über die Kiemenregion erstrecken, setzen sie sich bei C. oculatus nach vorn über die Kiemen hinaus fort und umkreisen sogar die vorderen „Mantellappen“, so daß vorn ein geschlossener Gefäßbogen entsteht. Ebenso verhalten sie sich bei C. larvaeformis, nur kann man hier nicht wohl sagen, daß sie den Cerebralhalbring begleiten; sie sinken in die Tiefe, wäh-

rend letzterer etwas aufsteigt. Daß die Arteria branchialis das Hauptsammelgefäß des venösen Blutes ist, wird sofort klar, wenn man die zahlreichen Lakunen überblickt, die aus allen Teilen des Mantels, vom Fuß (nur wenige) und nicht in letzter Linie von der Leibeshöhle in sie münden. Wie bei C. oculatus kann man unter den letzteren zwei Gruppen unterscheiden, Lücken, die von halber Höhe und solche, die vom Boden der Leibeshöhle herkommen, erstere scheinen auch hier zu überwiegen, von den letzteren sind die zwei dicht hinter dem Zwerchfell besonders weit.

Im Bereich des ventralen Nierenfilzes (also in der Kiemenregion) gibt es nur noch Lücken im oder dicht über dem Boden der Leibeshöhle. Sie sind in größerer Zahl (ungefähr 25 jederseits) vorhanden. Das nervöse Blut ist hier also genötigt, zwischen den Nierenschläuchen durchzufließen, bevor es zu den Kiemen gelangt.

Auf der Innenseite der Mantelfalte, die die Kiemen überwölbt, findet sich ein Netz von Gefäßen, von denen sich eines durch Größe und Konstanz auszeichnet und das noch weit nach vorn zu verfolgen ist. Das Lückensystem und speziell das konstante Gefäß erhält viele sehr blutreiche Zuflüsse aus dem unteren Teil des Mantels. Durch eine Anzahl von Gefäßen (ca. 6), die auf der Innenseite des Mantels verlaufen, steht es in Verbindung mit der Arteria branchialis, es repräsentiert demnach offenbar das Sammelsystem des venösen Blutes der ventralen Seite des hinteren Mantels.

Der Sinus medianus fehlt so wenig als bei C. oculatus, doch kommt ihm, da, wie bei letzterem, kein Sinus transversus vorhanden ist, nicht mehr die Bedeutung zu, die er bei den übrigen Chitonen hat. Er bildet eine „Abzugsrinne" (Fig. 13 *s. med*) für das Blut, das sich am Boden der Eingeweidehöhle sammelt und das nicht in die Kiemenarterie eintritt. Dieses Blut stammt von den Genitalarterien, der Eingeweidearterie und den zahlreichen Gefäßen, die sich aus dem Mantel meist in halber Höhe der Seitenwand öffnen. Einige steigen auch direkt vom Fuß zum Sinus medianus auf. Aus der Kopfhöhle kann kein Blut direkt in den Sin. med. gelangen: dicht hinter dem Zwerchfell sinkt er zwischen den Pedalsträngen durch in die Tiefe, teilt sich zugleich in zwei Arme, die in die Mundscheibe gehen und sich zu beiden Seiten der Mundöffnung verästeln, während er bei C. oculatus (im Gegensatz zu C. larvaeformis und den übrigen Placophoren) am Vorderrand des Fußes blind endigt.

Nach Plate verengen sich bei C. oculatus die zuführenden Kiemengefäße hinter den Kiemen und umschließen in einer medianen Erweiterung die Vereinigung der beiden Pleurovisceralstränge. Bei C. larvaeformis enden sie blind, bilden also nicht wie vorn einen geschlossenen Gefäßbogen. Dagegen behalten hier die abführenden Kiemengefäße (Venae branchiales) hinten ihre Lumen bei. Im Innern des so entstandenen Halbkreises liegen die Pleurovisceralstränge (Fig. 13 *n. lat*). Bei C. oculatus hören die Kiemenvenen hinter der letzten Kieme auf; bei den übrigen Chitonen treten sie daselbst in Verbindung mit den Art. branchiales.

Plate macht bei Acanthopleura darauf aufmerksam, daß die Markstränge in Gefäßen liegen, die von der Kopfhöhle her frisches Blut erhalten. Bei den mir vorliegenden Querschnitten durch C. larvaeformis ist kaum ein Sinus neuropedalis zu erkennen (Fig. 15 *s. np*). Daß er dennoch in der Blutzirkulation eine Rolle spielt, beweisen eine Anzahl Gefäße, die aus ihm entspringen und sich in der Fußmuskulatur verästeln.

Der Sinus neurolateralis ist bis in die Kiemenregion nur durch eine oft durchbrochene, dünne Membran vom zuführenden Kiemengefäß getrennt. Da er sich mit dem Lateralmark aus der Kopfhöhle in die Leibeswand einsenkt (Fig. 15 *s. nl*), wird er der Kiemenarterie etwas arterielles Blut zuführen, das trotz der unvollständigen Trennung wesentlich den Markstrang umspülen mag. Mit dem Auftreten der Kiemenvene verdickt sich die Scheidewand und macht die Trennung vollkommen. Hinter dem Ovidukt beginnt dann der Sin. neurolat. mit dem abführenden Kiemengefäß durch zahlreiche Lücken in Verbindung zu treten und verschmilzt hinter dem Ureter definitiv mit ihm. Das Blut, das durch den medianen Atrialporus tritt, ist daher als nahezu rein arteriell zu betrachten.

Der histologische Bau der **Kiemen** ist besonders von Plate (A p. 133) mit genauer Berücksichtigung der Literatur eingehend geschildert worden. Die Verhältnisse bei C. larvaeformis scheinen mir seine Befunde nur zu bestätigen. Längsschnitte senkrecht zur Mittellamelle lassen erkennen, daß eine Scheidewand in letzterer fehlt, daß die Kiemenblättchen auf der vorderen und hinteren Seite alternieren und daß die Wandungen durch bindegewebige, zarte Stützbalken auseinander gehalten werden. Der „Randkanal" ist deutlich, ebenso der dunkle Streifen, der durch enge Lagerung der Epithelkerne und besonders hohen und dichten Wimperbesatz

zu stande kommt. Hervorzuheben wäre für C. larvaeformis die starke Entwickelung des Muskels, der dem zuführenden Gefäß entlang läuft und von welchem Fasern bis gegen die Mitte der Kieme ausstrahlen.

Wie früher erwähnt, finden sich die äußeren Oeffnungen der **Nieren** zwischen den zwei letzten Kiemen. Der Ureter steigt zwischen Kiemenvene und Canalis neurolateralis in die Eingeweidehöhle auf und erweitert sich daselbst zum Nierensack. Dieser ist hinten blind geschlossen. Nach vorn zu verengt er sich immer mehr, indem er an der seitlichen Körperwand zur Gonade aufsteigt. Als dünner Schlauch mit wenigen, unregelmäßigen Verästelungen erstreckt er sich an der Gonade (und gelegentlich daneben) bis an deren Vorderende, d. h. bis unter die Apophysen der IV. Schale. Der Renoperikardialgang beginnt mit dem Wimpertrichter dicht vor dem Vorhof am Boden des Perikards. Er verläuft teils am letzteren, teils an der seitlichen Leibeswand zur Gonade, wo er sich unter der VI. Schale mit dem Hauptkanal vereinigt. Er hat nur sehr wenige Verästelungen. Letztere sind am zahlreichsten an den Nierensäcken. Sie bilden daselbst den sogenannten Nierenfilz, der den Boden und die Seitenwandung der Eingeweidehöhle im Gebiet der Kiemen auskleidet und zum Teil den Sinus med. ausfüllt. Die „Nierenmembran", die bei Acanthopleura (Plate, A p. 147) die Nierenschläuche gegen die Leibeshöhle abgrenzt, fehlt; ebenso die zarte Haut, die dort das Lumen des Sinus medianus umschließt.

Die Niere von C. larvaeformis zeigt somit dieselben Verhältnisse, wie die von C. oculatus. In einem wichtigen Punkt scheint sie jedoch vom Exkretionsorgan aller übrigen Amphineuren (auch von C. oculatus) zu differieren: Bei dem am besten konservierten Exemplar (C) zeigt sich zwischen rechtem und linkem Nierensack eine direkte Verbindung, die an Querschnitt die meisten — wenn nicht alle — anderen Nierenschläuche übertrifft (Fig. 25—28). Sie geht unter dem Darm durch. Ihre Wandung besteht aus secernierendem Epithel. Nur ganz wenige und kleine Verzweigungen nehmen aus ihr ihren Ursprung. Bei einem anderen Exemplar (A) tritt auf den Querschnitten durch dieselbe Region jederseits eine große, ventrale Abzweigung vom Nierensacke auf, doch läßt sich eine Vereinigung nicht mit Sicherheit feststellen, da der Nierenfilz sehr zusammengedrückt ist.

Plate schreibt (A p. 144) irrtümlich, Middendorff habe angegeben (1849), „daß sich beide Nierenschläuche am Perikard

‚zu einem geschlossenen Bogen‘ vereinigen“; MIDDENDORFF sagt aber nur (p. 137), daß jeder Schenkel des „sammetartigen Ueberzuges“ (den die Nieren auf beiden Seiten am Boden der Leibeshöhle bilden) „sich mit seinem Genossen auf der Vorderwand des hinteren Zwerchfells“ (= Perikardwandung) „zu einem geschlossenen Bogen“ vereinigt; von einer Vereinigung der beiden Nierenschläuche hat er nichts gesehen.

Alle drei Exemplare waren Weibchen. Das **Ovarium** erstreckt sich vom Anfang des „Intersegmentums“ VII./VIII. bis in die Mitte des III. „Segmentes“. Es hat die größte Dicke bei der Einmündungsstelle der Ovidukte (unter der Mitte der VII. Schale) und nimmt nach vorn zu bedeutend ab, so daß sein Durchmesser gegen das Vorderende kleiner wird als der der Aorta. Mit dieser Größenabnahme parallel geht eine Reduktion der Falten. Die Eier sind klein und vom Hämatoxylin dunkel gefärbt. Es ist daher anzunehmen (GARNAULD, 1888), daß sich die Tiere noch nicht im geschlechtsreifen Zustande befanden. Das Ovar ist durch Bindegewebe an der ventralen Wand der Aorta und an der dorsalen Seitenwand befestigt. Wo das Perikard die Aorta ventral umfaßt, hört die dorsale Verwachsung auf. Die Gonade erstreckt sich blindsackähnlich bis über das Hinterende der VII. Schale hinaus. Auf Längsschnitten sieht man von ihm einige Bindegewebszüge zum Boden des Perikards gehen. Dieser Teil hat den Charakter einer Ausstülpung: die Falten sind über seine Wand gleichmäßig radial verteilt und ebenso die Eier. Erst bei der Ausmündung der Ovidukte beginnt das Flimmerepithel, das von dort an bis ans vordere Ende die festgewachsene Dorsalwand des Ovars bedeckt; dadurch werden die Falten auf die laterale und besonders die ventrale Wand beschränkt. PLATE nennt daher die Stelle, von welcher die Ovidukte entspringen „das morphologische Hinterende der Sexualdrüse“. Zu dieser Bezeichnung führten ihn noch Befunde an nicht geschlechtsreifen Chitonen (besonders an einem 15 mm langen C. oculatus), die alle darauf hinweisen, daß sich das Ovar von dieser Stelle aus entwickelt. In der Wandung trifft man häufig feine Längsmuskeln an, die vielleicht bei der Kontraktion des Tieres oder bei der Ablage der Eier eine Rolle spielen. In den Ovarien der drei untersuchten Tiere finden sich auf den Schnitten durch die Umgebung der Ursprungsstelle der Ovidukte, zwischen den Falten unregelmäßig verteilt, feine, sehr dunkel gefärbte Körnchen. Bald sind sie einzeln, bald zu Hunderten beisammen. Unter der Immersion zeigen sie eine annähernd über-

einstimmende Form, nämlich die einer modernen Gewehrkugel (Fig. 19). Die breite Basis ist über die Kontur des Körpers etwas vorgewölbt und trägt unten eine kleine Aushöhlung von verschiedener Größe, die einzelnen zu fehlen scheint. Bei einem Exemplar sind die Körner sehr zugespitzt, gekrümmt und zum großen Teil im Zerfall begriffen. Der ganze Körper ist homogen gefärbt, mit Ausnahme der verbreiterten Basis, die dunkler ist. Ob man es hier mit einem Sporozoenstadium, also mit Parasiten oder mit Spermatozoen zu tun hat, darüber vermag nur eine Untersuchung an frischem Material Auskunft zu geben. In den Ovidukten fehlen die fraglichen Körner.

Die Ovidukte sind denen von C. oculatus ähnlich, doch fehlt bei C. larvaeformis eine Schleimdrüse oder hat sich vielleicht noch nicht entwickelt. Der obere Schenkel des Eileiters erscheint als Fortsetzung des Wimperepithels, das die dorsale Wand des Ovars bedeckt. Er läuft am Boden des Perikards 3 mm nach hinten (Fig. 21 *od. 1*) und biegt dann ventralwärts um. Dem ventralen Schenkel (*od. 2*) scheint die Bewimperung zu fehlen, doch sah ich gelegentlich Gerinnsel zwischen den Falten, das vielleicht von zerstörten Wimpern herrührt. Er führt nach vorn bis zur Ursprungsstelle des dorsalen Schenkels aus dem Ovar. Beide Teile besitzen im Epithel dunkle Pigmentkörnchen. Letztere sind im ventralen häufiger; doch differieren die drei Exemplare sehr in der Menge des Pigmentes. Ein dritter Unterschied besteht darin, daß die epitheliale Oberfläche des ventralen Schenkels durch zahlreiche Falten bedeutend vergrößert ist. Die Falten verlieren sich gegen den Eierstock hin und fehlen im dorsalen Schenkel oder sind entsprechend dem kleineren Durchmesser des Ganges nur in geringer Zahl vorhanden. Der übrige Verlauf entspricht dem Verhalten, wie es die meisten Chitonen aufweisen: Der Ovidukt (der untere Schenkel) biegt vom Ovar nach außen (Fig. 23 u. 24 *od. 3*), führt durch den Nierenfilz, der die Leibeswand und den Boden des Perikards bedeckt, tritt in die erstere ein durch eine der Lücken, durch die das Blut der Leibeshöhle zum zuführenden Kiemengefäß fließt und gelangt zwischen Lateralmark und Kiemenvene durch zur Geschlechtspapille, die zwischen der 10. und 11. Kieme in der Mitte der Mantelhöhle liegt. Dieser dritte Teil des Ovidukts ist breit und ohne Falten.

Plate weist die Annahme Pelseneers, daß die Geschlechtsleiter aus einem vorderen Paar Nephridien entstanden seien, mit Recht zurück. Er selbst geht zur Erklärung von den Verhält-

nissen, wie sie Chaetoderma bietet, aus und stellt einen Uebergang zu den rezenten Chitonen auf folgende Weise her (C p. 470): „Auf einem gewissen Stadium aber wurde die Verbindung zwischen beiden (nämlich Gonade und Perikard) enger und enger, das Geschlechtsorgan schnürte sich, mit anderen Worten, vom Perikard allmählich ab, und damit war die Notwendigkeit gegeben, für eine anderweitige Ausleitung der Keimzellen zu sorgen. Es bildete sich von der Haut her durch Einstülpung ein Kanal, der mit dem Genitalcölom verwuchs und so zum Genitalgang wurde.“ Es will mir scheinen, daß sich in Anlehnung an die vergleichende Anatomie der Geschlechtsleiter und der Nierenausführungsgänge bei Gastropoden (Lang-Hescheler, 1900) eine weniger sprungweise Ueberleitung finden läßt. Dieselbe würde ungefähr folgende Vorgänge umfassen:

Von der Einmündungsstelle der Gonade in das Perikard bildet sich eine Rinne in der Herzbeutelwand zur Renoperikardialöffnung; dann schnürt sich diese Rinne vom Perikard ab, die Geschlechtsprodukte gelangen nun direkt von der Gonade in die Niere. Die Abspaltung geht schließlich bis zur völligen Trennung von Geschlechts- und Nierenausführungsgang. An den äußeren Oeffnungen kann man konstatieren (Plate, 1901, p. 406), „daß die phyletische Differenzierung mit der Tendenz Hand in Hand ging, möglichst viele Kiemen zwischen jene Oeffnungen einzuschalten“, daß somit ein Auseinanderrücken noch stetig stattfindet. Daß der funktionell erst spät in Tätigkeit tretende Geschlechtsleiter auch ontogenetisch viel später auftritt, kann keinen Grund bilden für die Annahme eines phylogenetisch völlig unabhängigen, spontan entstehenden Gonodukts. Daß bei einigen wenigen Arten der Geschlechtsleiter unter dem Lateralmark durchgeht, steht allerdings mit dieser Ableitung im Widerspruch; doch scheint es mir wohl denkbar, daß die Ablenkung der ektodermalen Einstülpung nach der Innenseite des Lateralstranges ihren Grund in einem rein ontogenetischen Verhalten haben könnte, also erst sekundär erworben worden wäre.

Die Resultate der vorliegenden Untersuchung lassen sich etwa folgendermaßen zusammenfassen: Cryptoplax larvaeformis besitzt in seinem äußeren Habitus die typischen Merkmale der Familie: Eine langgestreckte, fast wurmartig zu nennende Gestalt. Der mächtig entwickelte Mantel läßt den Fuß sehr zurücktreten. Die Mantelhöhle ist in der Kiemenregion am tiefsten. Die lokalisierten Muskelbündel verschwinden neben der Masse der all-

gemeinen Körpermuskulatur. Diese, wie auch die äußere Körperform sind ein Produkt der Anpassung an die „bohrende" Lebensweise. Aus letzterer erklärt sich auch die spiralige Anordnung von Magen und Darm. Das Perikard ist in seinem vordersten Abschnitt auf einen schmalen Schlauch reduziert. Die Aorta steht durch Gefäßschlingen in Verbindung mit der Vena pallialis (allein bei Cryptoplaciden vorhanden) und diese mit dem Sinus lateralis. Am Nervensystem ist bemerkenswert die Verschiebung des Ursprungs der Buccalkonnektive auf den hinteren Teil des Cerebralhalbringes. (Plate, der dieselbe Erscheinung bei Cryptoplax oculatus gefunden hat, glaubt, daß es sich hier um denselben Prozeß handle, „welcher bei den Prosobranchieern beobachtet wird; daß nämlich die Buccalnerven bei den archaistischen Formen (Patella, Trochus) von der Labialkommissur sich abzweigen und dann bei den höheren Formen auf die Cerebralganglien übertreten" (C p. 494). Auch bei den Solenogastren entspringen die Buccalkonnektive von den Gehirnganglien.) Eine Eigentümlichkeit, die allein bei Aplacophoren sich wiederfindet (Heuscher, 1892), ist die Existenz zweier Verbindungen der Pleurovisceralstränge über dem Enddarm. Das Exkretionssystem zeichnet sich vor dem aller anderen Amphineuren dadurch aus, daß linke und rechte Niere durch einen direkten Schlauch mit einander in Verbindung stehen. Mit Cryptoplax oculatus hat es die dorsale Lagerung des Hauptkanals und des Renoperikardialganges gemein. Die Geschlechtsorgane sind denen der letzteren Form sehr ähnlich.

Vorstehende Zeilen enthalten die Resultate einer Untersuchung, die im zoologischen Institut der Universität Zürich ausgeführt wurde. Es sei mir gestattet, an dieser Stelle Herrn Prof. Dr. A. Lang für sein freundliches Entgegenkommen und die zahlreichen wertvollen Anregungen meinen aufrichtigen Dank auszusprechen. Ebenso bin ich Herrn Dr. Hescheler verpflichtet für seine Ratschläge, die mir im Laufe der Untersuchung so wohl zu statten kamen.

Literaturverzeichnis.

1891 Blumrich, J., Das Integument der Chitonen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LII.

1898 Bouvier, E. L. et Fischer, H., Etude monographique des Pleurotomaires actuels. Arch. Zool. exp., 3. série, T. VI.

1888 Garnauld, P., Recherches sur la structure et le développement de l'œuf et de son follicule chez les Chitonides. Arch. Zool. exp., 2. série, T. VI.

1886 Haddon, A. C., Report on the Polyplacophora collected by H. M. S. Challenger. Rep. Zool. Chall., vol. XV.

1902 Haller, B., Lehrbuch der vergl. Anatomie. I. Lieferung. Jena.

1892 Heuscher, J., Zur Anatomie und Histologie der Proneomenia Sluiteri Hubrecht. Jen. Zeitschr. Naturw., Bd. XXVIII.

1900 Lang, A., Lehrbuch der vergl. Anatomie der wirbellosen Tiere. I. Lieferung: Mollusca, bearbeitet von K. Hescheler. Jena.

1849 Middendorff, A. Th., Beiträge zu einer Malacozoologica Rossica I. Mém. Acad. St. Petersbourg, T. VI.

1899 Pelseneer, P., Recherches morphologiques et phylogénétiques sur les Mollusques archaiques. Mém. couronné Acad. Belgique. T. LVII.

1901 Pilsbry, A. H., Morphological and descriptive notes on the genus Cryptoplax. Proc. Malac. Soc. London, vol. IV.

1897/1901 Plate, L. H., Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen. Zool. Jahrb., Teil A, 1897, Supplement IV. Teil B, Supplement IV. Teil C, 1901, Supplement V.

1834 Quoy et Gaimard, Voyage de l'Astrolabe, Zoologie, vol. III.

1846/1858 Reeve, L., Conchologica iconica, London, vol. IV.

1868 Reincke, J., Beiträge zur Bildungsgeschichte der Stacheln etc. im Mantelrande der Chitonen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XVIII.

1902 Thiele, J., Die systematische Stellung der Solenogastren und die Phylogenie der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXII.

Figurenerklärung.

Tafel X.

Fig. 1. Schema der Schalenmuskeln.

Fig. 2. Längsschnitt durch die Buccalganglien und das Cerebralmark. 55 : 1.

Fig. 3. Querschnitt durch das Hinterende des Ventrikels. 100 : 1.

Fig. 4. Längsschnitt durch dieselbe Region wie Fig. 3. 100 : 1.

Fig. 5. Querschnitt durch die Aorta mit Abzweigung der Intersegmentalarterie unter dem Hinterende der II. Schale. 55 : 1.

Fig. 6. Längsschnitt durch ein Raduladivertikel. 55 : 1.

Fig. 7. Querschnitt durch den Fuß und den angrenzenden Mantel aus der vorderen Körperregion. Die feinen Punkte markieren die Längsmuskulatur. 25 : 1.

Fig. 8. Längsschnitt mit den letzten Lateropedalkonnektiv. 55 : 1.

Fig. 9. Querschnitt mit der Suprarektalkommissur. 55 : 1.

Fig. 10. Ursprung der Suprarektalkommissur aus dem Pleurovisceralstrang. 55 : 1.

Tafel XI.

Fig. 11 und 12. Querschnitt mit dem Gefäß zwischen Sinus lateralis und Vena pallialis. 25 : 1.

Fig. 13. Schematischer Längsschnitt durch die hintere Körperregion. Blutgefäße und Herzschlauch rot, Begrenzung der Perikards in roten Linien; die punktierte Linie soll andeuten, wie weit der Herzbeutel seitlich hinunter reicht.

Fig. 14. Schema des Darmverlaufes.

Fig. 15—18. Querschnitte aus der Gegend der hinteren Hälfte der II. Schale. Diaphragma mit starken Konturen eingetragen. 22 : 1.

Fig. 19. Körner aus dem Ovar. Homog. Immers. 3,0, Apert. 1,1.

Fig. 20. Querschnitt durch den vorderen Herzschlauch (Aortenstiel). 100 : 1.

Tafel XII.

Fig. 21. Querschnitt durch den Sphinkter am Vorderende des Ventrikels. 100 : 1.

Fig. 22. Ursprung der Art. dorsales aus dem Sinus am Vorderende der Aorta. 22 : 1.

Fig. 23 und 24. Schema des Verlaufes der Ovidukte.

Fig. 25—28. Querschnitte mit dem Verbindungskanal zwischen dem rechten und linken Nierensack. 22 : 1.

Fig. 29—31. Schematische Querschnitte aus der vorderen (Fig. 29), mittleren (Fig. 30) und der hinteren (Fig. 31) Körperregion.

Buchstabenerklärung.

ao Aorta.
a. dors Arteria dorsalis.
a. gen Arteria genitalis.
a. int Arteria intersegmentalis.
apoph Apophyse der Schalen.
a. visc Arteria visceralis.
b Bindegewebe.
bl Blutkörperchen.
cer Cerebralhalbring.
ch Chondroidgewebe.
clp Lateropedalkonnektiv.
c. re Verbindungsschlauch der beiden Nierensäcke.
d Darm.
div. rad Raduladivertikel.
f Fuß.
fl Flimmerzone des Ovariums.
g. bucc. 1, *g. bucc. 2* Buccalganglien.
l Leber.
lh Leibeshöhle.
ll Seitlicher Längsmuskel (m. longitudinalis lateralis).
m Mantel.
mesc Dorsales Mesocardium.
mesc' Ventrales Mesocardium.
m. ped Längsmuskel im Fuß.
m. rad Radulamuskeln.
n Mantelnerv.
n. bucc Buccalnerven.
n. lat Pleuravisceralstrang.
n. ped Pedalstrang.
o Atrioventrikularöffnung.
obl Quermuskeln (m. obliquus).
od Ovidukt.
oes Oesophagus.
ov Ovarium.
ov' Ovarialblindsack.
p. com Pedalkommissur.
per Perikard.
ph Pharynx.
pp Gefäß zwischen V. pall. und S. lat.
r Radula.
re Niere.
rect Gerader Muskel (m. rectus).
res Nierensack.
s. com Suprarektalkommissur.
s. lat Sinus lateralis.
s. nl Sinus neurolateralis.
s. np Sinus neuropedalis.
sph Sphinkter.
str Streifung.
transv Schräge Muskel (m. transversus).
v. aff Vas afferens.
v. eff Vas efferens.
v. pall Vena pallialis.
ventr Herzkammer.
z Zuckerdrüse.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena — 2523

6692

Jenaische Zeitschrift

für

NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft

zu Jena.

Achtunddreissigster Band.

Neue Folge, Einunddreissigster Band.

Drittes Heft.

Mit 10 Tafeln und 6 Figuren im Text.

Inhalt.

Preis: 15 Mark.

Jena,

Verlag von Gustav Fischer.

1904.

Zusendungen an die Redaktion erbittet man durch die Verlagsbuchhandlung.

Ausgegeben am 12. Januar 1904.

Die Weltherrin und ihr Schatten. Ein Vortrag über Energie und Entropie. Von Dr. **Felix Auerbach,** Prof. an der Universität Jena. 1902. Preis: 1 Mark 20 Pf.

Das Zeisswerk und die Carl Zeiss-Stiftung in Jena. Ihre wisssenschaftliche, technische und soziale Entwickelung und Bedeutung für weitere Kreise dargestellt. Von Dr. **Felix Auerbach,** Prof. an der Universität in Jena. Mit 78 Textabbildungen. Preis: 2 Mark.

Soeben erschien:

Die Entwickelungsgeschichte der Kreuzotter [Pelias berus Merr]. Teil I: Die Entwickelung vom Auftreten der ersten Furche bis zum Schlusse des Amnios. Bearbeitet von Dr. med. **Emil Ballowitz,** a. o. Professor der Anatomie und Prosektor am anatomischen Institut der Universität Greifswald. Mit 10 lithographischen Tafeln und 59 Textfiguren. Preis: 40 Mark.

Lehrbuch der Experimentalphysik in elementarer Darstellung. Von Dr. **Arnold Berliner.** Mit 3 lithographischen Tafeln und 695 zum Teil farbigen Abbildungen. Preis: 14 Mark, geb. 16 Mark 50 Pf.

Das Problem der Befruchtung. Von Dr. **Theodor Boveri,** Professor an der Universität Würzburg. Mit 19 Textabbildungen. Preis: 1 Mark 80 Pf.

Soeben erschien:

Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Von Dr. **Theodor Boveri,** Prof. an der Universität Würzburg. Mit 75 Abbildungen im Texte. Preis: 2 Mark 50 Pf..

Das kleine pflanzenphysiologische Praktikum. Anleitung zu pflanzenphysiologischen Experimenten. Für Studierende und Lehrer der Naturwissenschaften. Von Dr. **W. Detmer,** Professor an der Universität Jena. Mit 163 Abbildungen. 1903. Preis: brosch. 5 Mark 50 Pf., geb. 6 Mark 50 Pf.

Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere. Von Dr. **Otto von Fürth,** Privatdozent an der Universität Strassburg i. E. 1902. Preis: 16 Mark.

Zeitschr. f. allgem. Phys., Bd. II, Nr. 3/4:

Das Buch, welches eine staunenswerte Fülle von Einzelbeobachtungen über den Chemismus der niederen Tiere bringt, will die chemischen Tatsachen, soweit sie sich auf diese beziehen, mit möglichster Vollständigkeit zusammenstellen. Diese Absicht hat der Verfasser mit einer Gründlichkeit verwirklicht, die unsere Bewunderung erregen muss.

Die Quellen in ihren Beziehungen zum Grundwasser und zum Typhus. Von Dr. **A. Gärtner,** Prof. in Jena. Mit 22 Abbildungen und 12 lithographischen Karten. Preis: 10 Mark.

Ueber das Schicksal der elterlichen und grosselterlichen Kernanteile. Morphologische Beiträge zum Ausbau der Vererbungslehre von Dr. **Valentin Häcker,** Professor an der Technischen Hochschule in Stuttgart. Mit 4 Tafeln und 16 Textfiguren. 1902. Preis: 4 Mark.

Palaeontologie und Descendenzlehre. Vortrag gehalten in der allgemeinen Sitzung der naturwissenschaftl. Hauptgruppe der Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in Hamburg am 26. September 1901. Von **Ernst Koken,** Prof. der Palaeontologie in Tübingen. Mit 6 Figuren im Text. 1902. Preis: 1 Mark.

Untersuchungen über die ersten Embryonalstadien von Gammarus locusta.

Von

Paul Heidecke.

(Aus dem zoologischen Institute der Universität Rostock.)

Hierzu Tafel XIII—XVI.

Untersuchungen über die ersten Embryonalstadien von Gammarus locusta.

Im Gegensatz zu der reichlich vorhandenen Literatur über die Entwickelung der Isopoden finden sich die Angaben über die Entwickelung der Amphipoden nur spärlicher vertreten.

Nachdem BERGH (16) im Jahre 1894 die Drehung des Keimstreifens und die Stellung des Dorsalorganes bei Gammarus pulex beobachtet hatte, haben sich andere Autoren mit der Amphipodenentwickelung nicht mehr eingehend beschäftigt. Dieses passive Verhalten gegenüber einem Untersuchungsmaterial, das verhältnismäßig leicht zu beschaffen ist, dürfte daraus zu erklären sein, daß BERGH von der Untersuchung des Gammarus pulex wegen technischer Schwierigkeiten glaubte abraten zu müssen.

Die vorliegende Arbeit befaßt sich mit der Untersuchung der Furchung und der Keimblätterbildung des in der Ostsee bei Warnemünde außerordentlich häufig vorkommenden Gammarus locusta. Die Angaben BERGHS, daß Gammarus pulex ein zu jenen Untersuchungen ungünstiges Objekt darstellt, kann ich für Gammarus locusta nur im allgemeinen bestätigen. Ich glaubte anfangs die dabei sich herausstellenden Schwierigkeiten der mikroskopischen Technik, namentlich des Schneidens und der Färbung, nicht überwinden zu können. Es ist mir indes nach mühevollen und zeitraubenden Versuchen gelungen, eine Methode zu finden, die vollauf befriedigende Resultate geliefert hat.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herr Professor Dr. O. SEELIGER, dem ich die Anregung zu meinen Untersuchungen verdanke, erlaube ich mir, auch an dieser Stelle für die mir in reichem Maße

gewährte liebenswürdige Unterstützung meinen tiefgefühltesten Dank auszusprechen. Auch Herrn Professor Dr. L. Will danke ich für das freundliche Interesse, mit dem er meinen Untersuchungen folgte.

Die im sog. Strom, der Mündung der Warnow in die Ostsee, bei Warmemünde gefangenen Gammariden wurden frisch untersucht, da es sich herausstellte, daß bei längere Zeit im Aquarium gehaltenen Tieren sich die Eier oft nicht normal entwickelten. Mit einem kleinen Spatel wurden die Eier vorsichtig dem Brutraum der weiblichen Tiere entnommen und sofort in heiße Sublimatlösung (5-proz.) gebracht. Nachdem eine orange Färbung eingetreten war, wurden die Eier schnell mit dazu gegossenem Aqua dest. abgekühlt und tüchtig ausgewaschen. Darauf wurden sie in sehr langsam steigendem Alkohol (10—90-proz.) gehärtet. Es hatte sich nämlich gezeigt, daß die Eier sich stark kontrahierten, wenn sie aus dem Aqua dest. sofort in 50-proz. Alkohol gebracht wurden. Befanden sich die Eier in 70-proz. Alkohol, so wurde das Chorion mit einer fein geschliffenen Präpariernadel angeritzt. Es sprang dann eine weite Strecke auf, so daß die verschiedenen Färbeflüssigkeiten, sowie später die Einbettungsmasse unbehindert in den Embryo eindringen konnten. Dieser Prozeß, namentlich derjenige der völligen Durchtränkung mit Paraffin, ging sehr langsam von statten. 3mal 24 Stunden blieben die Eier in flüssigem Paraffin im Wärmofen stehen, da es sich ergab, daß kürzere Zeit eingebettete Eier zur Bearbeitung mit dem Mikrotom nicht geeignet waren. Es wurden stets ungefärbte Eier geschnitten, denn die von ihnen in der heißen Sublimatlösung angenommene schöne orange Farbe wurde im steigenden, namentlich in dem hochprozentigen Alkohol wieder abgegeben. Zur Schnittfärbung wurde bei jungen Embryonen Alaunkarmin, bei älteren Kontrastfärbung mit Hämatoxylin und Orange G. angewandt. Die mit Alaunkarmin gefärbten Schnittserien wurden in salzsaurem, 70-proz. Alkohol differenziert, der Dotter gab dann die Karminfärbung fast gänzlich auf, während das Protoplasma und die Kerne sehr schön rot gefärbt erschienen. Die Schnitte waren stets 10 μ dick.

Totalpräparate wurden in der Weise hergestellt, daß die Eier in schwacher Hämatoxylinlösung und, nachdem sie reichlich mit Aqua dest. ausgewaschen worden waren, ebenfalls in schwacher Alaunkarminlösung längere Zeit verblieben. Zur Beobachtung der Zellgrenzen an Totalpräparaten empfehle ich eine Färbung der

Eier mit essigsaurem Karmin. Leider hat diese Methode den Nachteil, daß die Eier infolge der Einwirkung der Essigsäure dabei stark aufquellen. Sämtliche Totalpräparate wurden in Glycerin aufgehellt, das dem Aqua dest. langsam zugesetzt wurde. Die Eier befanden sich hierbei in einer offenen Schale, um das Wasser unbehindert verdunsten zu lassen.

I. Ueberblick über die Literatur.

Im folgenden beschränke ich mich auf einen kurzen Ueberblick der wichtigsten Ergebnisse der Untersuchungen der früheren Autoren. Auf Einzelheiten, sowie im besonderen auf die Unterschiede zu meinen Befunden wird erst weiter unten eingegangen werden, wenn ich meine Beobachtungen schildere.

Rathke (1), dessen Untersuchungen nur historische Bedeutung haben, hat Beobachtungen über die Entwickelung der Amphithoë picta, Gammarus gracilis, Amathia carinata und Hyale pontica angestellt.

Meissner (2) macht sehr kurze Angaben über das kugelförmige Organ, den Mikropylapparat oder das Dorsalorgan, wie es später genannt worden ist.

La Valette St. George (3) beschäftigt sich eingehender mit der Entwickelung im Eierstocke bei Gammarus pulex, sowie mit der Blastodermbildung im befruchteten Ei. Außerdem enthält auch seine Schrift einige Angaben über den Mikropylapparat.

Fr. Müller (4) weist zum ersten Male auf die Larvenhaut der Amphipodenembryonen hin. Er verwirft den Ausdruck Mikropylapparat; p. 40 sagt er in Anm. 2: „So wenig am Ende der Name zur Sache tut, sollte man doch den Namen Mikropyle auf Kanäle der Eihaut beschränken, die dem Eintritt des Samens dienen. Ueber dem Mikropylapparat der Amphipoden aber geht die äußere Eihaut nach den eigenen Angaben von Meissner und La Valette undurchbohrt hinweg, er scheint nie vor der Befruchtung vorhanden zu sein, erreicht seine größte Entwickelung in einer späteren Zeit des Eilebens, und die ihn durchsetzenden zarten Kanäle scheinen sogar nicht immer vorhanden zu sein; überhaupt scheint er mehr dem Embryo als der Eihaut anzugehören. Ich vermochte mich noch nicht zu überzeugen, daß überhaupt die sog. ‚innere Eihaut‘ wirklich eine solche sei und nicht etwa eine erst nach der Befruchtung gebildete früheste Larvenhaut, wie man

im Hinblick auf Ligia, Cassidina und Philoscia annehmen möchte."

A. Dohrn (5) beschäftigt sich in seinen Studien zur Embryologie der Arthropoden hauptsächlich mit der Dotterklüftung des Eies, sowie mit der Anlage und Ausbildung der Falte, die den Kopfteil des Embryos von dessen Schwanzteil abgrenzt. Außerdem macht er noch einige Angaben über den „Mikropylapparat", die indessen für uns nicht von Wichtigkeit sind.

E. Van Beneden und E. Bessels (6) studierten die Furchung und Blastodermbildung vom marinen Gamm. locusta und von den in süßem Wasser lebenden Gamm. pulex und fluviatilis.

Die Verff. wiesen zuerst darauf hin, daß die Eifurchung bei Gamm. locusta anfangs eine totale, später aber eine superficielle ist. Auf p. 26 ihrer Abhandlung deuten sie mit folgenden Worten auf diese Erscheinung hin: „Il est important de faire remarquer que pendant toute la durée de la segmentation, les globes sont constamment situés à la périphérie de l'œuf et, qu'au moment où le fractionnement s'achève, une partie des éléments deutoplasmatiques s'est déjà séparée des globes, pour former au centre de l'œuf un dépôt de matière nutritive. Bientôt nous verrons le deutoplasma se séparer complètement du protoplasma et par là s'achèvera la formation du blastoderme."

Das achtzellige, aus 4 größeren und 4 kleineren Blastomeren bestehende Furchungsstadium orientieren die Verff. in der Art, daß die kleineren Elemente die obere Seite (face supérieure de l'œuf), die größere dagegen die untere (face inférieure) darstellen. Die Ventralseite des künftigen Embryos wird dort gebildet, wo sich die 4 kleinen Blastomeren befinden, die Dorsalseite ist die gegenüberliegende.

In den weiteren Ausführungen meiner Arbeit ist diese von Van Beneden und Bessels angenommene Lage der einzelnen Eiachsen beibehalten worden.

Die von Meissner und La Valette als „innere Eihaut" bezeichnete Bildung ist Van Beneden zufolge nichts weiter als eine erst nach der Befruchtung gebildete Larvenhaut, und das in Furchung begriffene Ei von Gammarus locusta ist nur von einer einzigen Membran, dem Chorion, umgeben.

E. Bessels (7) stellte dann noch allein Beobachtungen an über die Entwickelung der Amphipoden. Er kommt zu dem Schlußsatz: „Es unterliegt keinem Zweifel, daß wir es hier mit

einer abgekürzten Entwickelung zu tun haben: Nauplius- und Zoëastadium sind in das Embryonalstadium zurückverlegt!"

A. Dohrn (8) zieht aus der Entwickelungsgeschichte und der Anatomie der Crustaceen viele Beispiele heran, um festzustellen, daß das kugelförmige Organ dem Rückenstachel der Zoëa homolog ist. Auf dieselbe Tatsache hatte etwas früher E. Bessels kurz hingewiesen.

B. Ulianin (9) beschäftigte sich mit der Entwickelung verschiedener Orchestia-Arten (mediterranea, Montagui, Bottae), sowie mit Gamm. poecilurus. Die gewonnenen Resultate weichen im allgemeinen nicht von denjenigen früherer Autoren ab. Da er jedoch die Schnittmethode anwandte, konnte er feststellen, daß die Furchung nur anfangs eine totale, später aber eine superficielle ist, da die Furchen nicht bis in die Mitte vordringen. Nach zweimaliger Teilung des Eikernes finden sich 4 große amöboide Zellen [1]) an der Oberfläche des Eies, und diese liefern das Material für alle Zellen des Blastoderms; außer diesen 4 primären großen Zellen treten aus dem Innern des Eies keine zelligen Elemente mehr an die Oberfläche. Das Blastoderm bildet sich zunächst an der Bauchfläche, es ist das der „untere Pol", er stellt das Zentrum des Kreises der kleinen Zellen dar, welche durch Teilung aus den ursprünglichen 4 amöboiden Zellen hervorgegangen sind. Ist das Teilungsstadium 32 erreicht, so hört die amöboide Bewegung der kleinen Zellen mehr und mehr auf, einige teilen sich noch, andere fließen zusammen, ziehen ihre Pseudopodien ein und wandeln sich in ruhende polyedrische Zellen um, die die ersten Zellen des Blastoderms bilden. Nach mehrfacher Teilung der amöboiden und ruhenden Zellen nimmt das so entstandene Blastoderm, in Form einer Scheibe, ungefähr $^2/_8$ der ganzen Eioberfläche ein. Der obere Rand dieser Scheibe ist nicht glatt, sondern wellenförmig mit 8 Auswüchsen versehen, die den großen amöboiden Zellen entsprechen, welche zuletzt das Material zur Bildung des Blastoderms liefern. Aus einem dieser Auswüchse soll durch Erweiterung des äußersten Endes und durch Abplattung das kugelförmige Organ, oder der Mikropylapparat der früheren Autoren, entstehen. Ulianin benennt diese Bildung in Uebereinstimmung mit der Schalendrüse der Mollusken „Schalengrube". Das Mesoderm wird angelegt, wenn die Blastodermscheibe noch lange nicht ihre

---

1) Unter „amöboiden Zellen" versteht Ulianin die protoplasmatischen, den Kern umschließenden Teile der Blastomeren.

volle Größe erreicht hat. Die Bildung des Entoderms geschieht erst viel später, wenn das Ektoderm die ganze Oberfläche des Eies bedeckt hat, und das kugelförmige Organ seine definitive Lage auf der Dorsalseite des Embryos eingenommen hat.

Sophie Pereyaslawzewa (10) studierte die Entwickelung von Gammarus poecilurus. Ihre Beobachtungen erstrecken sich eingehend auf die Erscheinungen am lebenden Ei, sowie auf die Veränderungen, welche im Innern des Eies während der Periode kurz vor der Furchung vor sich gehen. Sie bespricht dann noch die Furchung selbst, die Blastodermbildung, sowie Ekto-, Meso- und Entoderm und deren Derivate. Jedoch sind die vielen Schnittserien, die sie zeichnet, leider stark schematisiert. Außerdem konnte sie die einzelnen Serien ihrem Alter nach nicht genau bestimmen, da die in toto untersuchten Eier fast gänzlich undurchsichtig waren; auch die korrekte Lagebezeichnung der Schnitte hatte darunter zu leiden. Doch sind einige Resultate der Untersuchungen von Wichtigkeit. Die Verf. weist z. B. 2 Polzellen nach, die auftreten, sobald das Ei den höchsten Grad der Kontraktion erreicht hat. Ferner interessiert der Hinweis, daß sich Zellen vom Ektoderm loslösen, ins Innere des Nahrungsdotters dringen, dann wieder mehr nach der Oberfläche zu wandern, um den Mitteldarm zu bilden. Die Ventralseite geht der Bildung der Dorsalseite voraus, ebenso wird der Kopf früher angelegt als das Abdomen. Die Geschlechtsorgane stammen von Mesodermzellen ab. Das Mesoderm entsteht in den Extremitäten, doch fehlt eine genauere Angabe, von welchem Blatt es gebildet wird; es wandern dann die Mesodermzellen in den Raum zwischen Ekto- und Entoderm hinein, wo sie zerstreut bleiben, bis zum Stadium der Herz- und Muskelbildung.

Marie Rosiiskaya (11) führte die Untersuchungen Ulianins an Orchestia littorea weiter aus, verschiedene Angaben dieses Autors verbessernd. Sie fand, daß die Furchung bis zum 32-zelligen Stadium genau dem Schema entsprach, welches E. van Beneden und E. Bessels für die Furchung von Gamm. locusta angegeben haben. Bis zu diesem Stadium decken sich die Angaben mit denen Ulianins. Auch sie bemerkt, daß das Dorsalorgan seine Lage verändert und auf die Dorsalseite rückt. Die Entodermbildung geht in der Weise vor sich, daß einige amöboide Blastodermzellen in das Innere des Nahrungsdotters eindringen; hier vermehren sie sich und wandern dann wieder unter die Oberfläche des Eies, um dort 2 seitliche Bänder zu bilden, aus denen dann später der

Mitteldarm entsteht. Während bei allen übrigen bisher erforschten Crustaceen die Bildung des Abdomens derjenigen der Extremitäten vorausgeht, macht Orchestia hierin eine Ausnahme. Erst nach erfolgter Anlage des Nervensystems setzt die Bildung des Abdomens ein. Das Mesoderm wird zu gleicher Zeit wie die Extremitäten angelegt, und zwar erscheint es zuerst in diesen Ausstülpungen des Ektoderms. Bald darauf läßt sich auch das Herz nachweisen; mit diesem Stadium beginnt dann das Dorsalorgan sich zurückzubilden.

Pereyaslawzewa (12) beschäftigte sich in einer zweiten Arbeit mit der Entwickelung von Caprella ferox. Die Eier der Capreliden durchlaufen vor ihrer Furchung genau dieselben Phasen, wie sie für Gamm. poecilurus von der Verf. beschrieben worden sind. Sobald die Ventralseite und der orale Pol zu erkennen sind, beginnt auch die Blastodermbildung. Auch hier bei Caprella fällt die Bildung des Mesoderms mit der der Extremitäten zusammen. Die Resultate stimmen im allgemeinen mit den für Gamm. poecilurus gewonnenen überein. Einen Unterschied macht wohl nur die Bildung der Leberschläuche, welche hier von unten — aboral — nach oben — oral — vorschreitet.

Rosiiskaya-Koschewnikowa (13) bespricht in einer anderen Arbeit eine Amphithoë und eine Sunamphithoë. Sie hat die Entwickelung der letzteren von der Furchung an bis zum Ausschlüpfen des Embryos genau beobachtet und gibt in der Einleitung die einzelnen Phasen der Reihe nach an. Das Blastoderm erscheint zuerst am oralen Pol und breitet sich von da ab über die ganze Ventralseite aus. Ist der größte Teil der Eioberfläche mit dem Blastoderm erfüllt, so beginnt die Bildung des Entoderms. Dieses legt sich in 2 Bändern auf der Ventralseite des Keimes an und erscheint der äußeren Blastodermschicht dicht angelagert. Das dorsal gelegene Blastoderm soll keinen Anteil nehmen, weder an der Ento- noch an der Mesodermbildung. Das Mesoderm entsteht auch hier zuerst in den Extremitäten.

Die Furchung der Amphithoë picta konnte Verf. nicht beobachten. Die Untersuchung setzt ein mit dem Auftreten des Mesoderms und reicht bis zum Ausschlüpfen des Embryos. Die Dottermembran, welche allen übrigen Amphipoden eigen ist, fehlt hier gänzlich. Im übrigen ist die Entwickelung der Amphithoë fast vollständig identisch mit derjenigen der Sunamphithoë; nur in zwei Punkten unterscheiden sie sich:

1) Auf ziemlich vorgeschrittenen Stadien der Amphithoë picta findet sich am Abdomen eine Einsenkung, deren Wesen Verf. nicht erkannt hat.

2) Es treten bei noch späteren Stadien MALPIGHIsche Tuben auf, die bei der Sunamphithoë ebenfalls nicht vorhanden sind.

C. WAGNER (14) hat über die Entwickelung von Melita palmata gearbeitet, die in allen wesentlichen Punkten vollständig derjenigen von Gamm. poecilurus, Caprella und Orchestia gleicht. Alle Stadien vor der Furchung, z. B. die Entstehung der Eier u. s. w., konnten nicht untersucht werden, da Melita palmata sehr selten vorkommt.

Eine sehr umfangreiche Monographie der Gammariden des Golfes von Neapel veröffentlichte DELLA VALLE (15) im Jahre 1895. Uns interessieren nur die entwickelungsgeschichtlichen Angaben. Da die Eier der Orchestien für diese Untersuchungen die günstigsten sind, so hat Verf. seine Beobachtungen an Orchestia Deshayesi ausgeführt. Er hat sowohl Totalpräparate, als auch Schnittserien genau untersucht. Seine Befunde beweisen, daß die Furchung keine totale, sondern eine superficielle ist, denn auf Schnitten läßt sich erkennen, daß die Furchen nicht bis in die Mitte der Eier gehen. Aus der Tatsache, daß bei späteren Segmentationsstadien die durch Teilung der kleineren Zellen entstandene Bauchplatte im Wasser stets nach unten gekehrt ist, schließt DELLA VALLE, daß das spezifische Gewicht dieser Platte größer ist als das des Nahrungsdotters. Das Ektoderm wird durch amöboide Zellen gebildet, die an die Oberfläche rücken, sobald das 32-zellige Stadium erreicht ist. Einige von diesen Zellen wandern wieder in das Innere, um das Entoderm entstehen zu lassen. Das Mesoderm wird vom Ekto- und Entoderm gebildet. Den Hauptanteil an dieser Bildung hat jedoch das Ektoderm, durch Loslösung von amöboiden Zellen, welche an verschiedenen Stellen und in unbeschränkter Anzahl aus dem Ektoderm austreten können.

BERGH (16) hat darauf hingewiesen, daß alle Autoren bei ihren Beobachtungen einen schweren Fehler begangen haben. Sie haben nicht darauf geachtet, daß im Laufe der Entwickelung der Keimstreifen eine Drehung durchzumachen hat. Darum sind die Angaben früherer Forscher über die Schnittrichtungen nur immer „cum grano salis“ zu verstehen. Der Keimstreif verläuft anfangs quer über das Ei, später stellt er sich schräg, wie dies in BERGHS Figuren sehr deutlich gezeigt wird, um dann schließlich

seine definitive Lage so einzunehmen, daß seine Längsachse mit der Medianebene des Eies zusammenfällt.

Die Entodermbildung findet an einer bestimmten Stelle, dem Blastoporus, durch Einwucherung einzelner Zellen statt. Verf. gibt leider nicht an, wo der Blastoporus liegt. Nach meinen Beobachtungen ist kein Blastoporus vorhanden, vielmehr erstreckt sich die Entodermbildung über eine ziemlich große Strecke des Keimstreifens. Auch macht Verf. auf die Bildung von Muskelplatten aufmerksam, deren Zahl jedoch nicht festgestellt werden konnte.

Nach ROSHSKAYA-KOSCHEWNIKOWA (18) entwickeln sich der Mitteldarm und die definitiven Leberschläuche bei Gammarus pulex und Orchestia anders als bei den marinen Amphipoden. Die Entwickelung der provisorischen Leberschläuche ist diesem aber gleich; sie sind bei Gammarus pulex vollständig in der Vierzahl, bei Gammarus poecilurus dagegen unvollständig, bei Orchestia fast gar nicht ausgebildet. Die Geschlechtsorgane entstehen nicht durch Sprossung aus dem Epithel der Leberschläuche, wie das früher von der Verf. angenommen wurde, sondern sie entwickeln sich aus dorsal gelegenen Mesodermzellen.

CL. LANGENBECK (19) hat die ersten Furchungsstadien von Microdeutopus gryllotalpa sehr genau beobachtet. In dem eben abgelegten, nur vom Chorion eng umhüllten Ei liegt das ganze Protoplasma zentral und sendet nach allen Seiten Ausläufer aus. Die beiden ersten Blastomeren sind gleich groß, doch die zweite Teilung ergibt schon 2 große und 2 kleine Blastomeren. Die dritte Teilung, welche in äquatorialer Richtung vor sich geht, läßt 2 größere und 2 kleinere Makromeren, sowie 2 größere und 2 kleinere Mikromeren entstehen. Es teilen sich von diesem Stadium an die größeren Makromeren vor den kleineren, diese jedoch wieder vor den Mikromeren. Teloblasten sind nicht nachzuweisen. Hinter dem Dorsalorgan invaginieren Zellen, aus denen das Entoderm, die Leber und der größte Teil des Darmes gebildet werden. Das Mesoderm hat seinen Ursprung in der zweiten Zellschicht der Bauchplatte [1]).

---

1) Diese letzte Arbeit ist mir nur nach dem Referat in dem Zoologischen Centralblatt bekannt. Trotz mehrfacher Bemühungen bei verschiedenen Bibliothekssammlungen war es mir nicht möglich, das Original einsehen zu können.

II. Eigene Beobachtungen.

1. Die Furchung.

Die dem Brutraum der weiblichen Tiere entnommenen Eier des Gammarus locusta sind von ziemlich dunkelbrauner Farbe und fast gänzlich undurchsichtig. Bei ungefärbten Eiern ist es unmöglich irgend welche Einzelheiten des histologischen Baues wahrzunehmen. Die Eier haben alle keine vollständige Kugelgestalt, sondern erscheinen etwas längsgestreckt, so daß eine Hauptachse sich deutlich unterscheiden läßt. Die Länge dieser Achse ist ungefähr 500 μ, die der Querachse ungefähr 450 μ. Bei befruchteten Eiern (Fig. 1) erkennt man an Totalpräparaten, wenn sie längere Zeit in schwacher Hämatoxylinlösung gelegen haben und dann aufgehellt wurden, den Furchungskern als dunkleren Fleck, von dem aus nach verschiedenen Seiten der ihn umgebende Protoplasmahof ausstrahlt. In diesem Protoplasma fehlen die Dotterkügelchen, es bildet eine zentrale Hauptmasse, von der verschiedene Protoplasmastränge ausgehen, die größtenteils bis zur Oberfläche reichen. Hier bildet das Plasma eine feine, dotterfreie Rindenschicht. Alle übrigen Teile des Eies sind annähernd gleichmäßig von großen Dotterschollen durchsetzt, die die Lückenräume im Plasmagerüst vollständig ausfüllen.

Das Ei ist vom Chorion umgeben, das ihm aber nicht unmittelbar anliegt.

Ueber den Zeitraum, der zwischen dem Eindringen des Spermatozoons und dem Auftreten der ersten Zellteilung verläuft, kann ich keine ganz bestimmten Angaben machen. Es schien mir aber, daß bei den verschiedenen Eiern gewisse Ungleichheiten bestehen.

Eine von außen nach innen zu vorschreitende Furche teilt die Zelle in ihrer Querrichtung in zwei fast gleich große Teile (Fig. 2). In jedem dieser beiden Teile erblickt man den Kern als einen runden dunkleren Fleck. Er ist von seinem Protoplasmahof umgeben, welcher wieder Ausläufer nach den verschiedensten Richtungen zu aussendet.

Es tritt nun ein Stadium der Ruhe ein, welches einige Stunden anhält. Darauf sieht man, daß der Kern seine runde Form allmählich verändert und eine längliche Gestalt annimmt. Es ist dies der Beginn der zweiten Teilung, welche sich dadurch kenntlich macht, daß eine Furchung in der Längsrichtung des Eies,

ebenfalls von der Peripherie nach dem Zentrum zu vorschreitend, eintritt.

Das Ei ist durch diese Furche in 4 fast gleich große Teile zerlegt (Fig. 3), die von einander vollständig getrennt sind, wie das die Schnitte beweisen. Weitere Einzelheiten sind auch auf diesem Stadium an Totalpräparaten nicht zu erkennen. Die Kerne mit dem Protoplasma erscheinen ebenfalls wieder als dunkle Flecke, die in der Mitte der einzelnen Blastomeren gelegen sind. Ganz deutlich ist dies auf einem Querschnitt durch ein auf diesem Stadium sich befindendes Ei zu sehen, der in Fig. 4 wiedergegeben ist. Zuerst fällt auf, daß ein großer Hohlraum zwischen den einzelnen Furchungskugeln besteht. Es ist dieser aber wohl ein Kunstprodukt, hervorgerufen durch die betreffende Konservierungsflüssigkeit, mit welcher das Ei behandelt wurde, denn am lebenden Ei war keine derartige Furchungshöhle wahrzunehmen. Zwischen den einzelnen kleinen Dotterkügelchen, die vom Protoplasma umflossen werden, wie dies in Fig. 5 zu erkennen ist, befinden sich Vakuolen, die vielleicht alle nur durch Ausfallen einzelner Dotterkügelchen entstanden sind. Das Protoplasma umgreift die einzelnen Dotterkügelchen vollständig, gleichsam als ob es Pseudopodien aussendet, welche sich, nachdem sie einzelne Dotterkügelchen umflossen haben, begegnen. So wie eine große, von Dotter freie Protoplasmaansammlung im Zentrum in der Umgebung des Kernes vorkommt, findet sich auch an der Peripherie einer jeden Blastomere eine Randschicht, die allerdings nur sehr dünn und an den verschiedenen Stellen recht variabel ist.

Es geht nun der Teilungsprozeß in der Weise vorwärts, daß sich immer erst der Kern teilt und dann eine Einschnürung und füglich eine Teilung jeder einzelnen Zelle eintritt. Fig. 6 zeigt uns eine Blastomere eines 4-zelligen Stadiums, in der schon 2 vollständig entwickelte Kerne vorhanden sind, die auseinandergerückt erscheinen und nur durch das sie umgebende Protoplasma im Zusammenhange stehen. Diese Plasmasphäre erweist sich ebenfalls in zwei Partien, aber noch unvollständig, gesondert, indem jeder der beiden Kerne in einer größeren Plasmaansammlung liegt, die beide durch eine breite Brücke verbunden erscheinen. Daraus, daß die Kernteilung nicht genau in der Mitte der Blastomere eintritt, der eine Kern vielmehr dem Rande näher liegt, läßt sich schon der Schluß ziehen, daß die eintretende Furchung eine größere und eine kleinere Zelle aus der Blastomere entstehen lassen wird. Es ist mir aufgefallen, daß die Plasmahöfe, die die beiden eben durch

Teilung entstandenen Kerne umgeben, verschieden groß sind, und zwar entsprechen die Größenunterschiede denen der späteren Zellkörper..

Ungefähr $^3/_4$ Stunde nach erfolgter Vierteilung des Eies tritt eine neue, äquatoriale Furchung ein, die 4 große und 4 kleine Blastomeren, entsprechend den bereits gebildeten 8 Kernen, abteilt (Fig. 7). Die Kerne, die in der Mitte der einzelnen Furchungskugeln gelegen sind, lassen sich wieder als dunkle Flecke erkennen, von denen strahlenförmig nach allen Seiten Ausläufer des Protoplasmas ausgehen. Fig. 8 zeigt uns das 8-zellige Stadium von der Rückenseite; man sieht den gewaltigen Unterschied zwischen diesen 4 großen Blastomeren und den 4 kleinen ventralen, die in Fig. 7 dargestellt sind.

Von nun an teilen sich die einzelnen Blastomeren nicht mehr gleichzeitig, vielmehr schreitet die Teilung der großen Furchungskugeln schneller vorwärts als diejenige der kleinen. Es entsteht dadurch zunächst das 12-zellige Stadium, welches ungefähr 1 $^1/_4$ Stunde gebraucht, um sich aus dem 8-zelligen zu entwickeln. Bald nachdem dieser Zustand erreicht ist, schicken sich die kleinen Blastomeren ebenfalls zur Teilung an. In Fig. 9 ist ein 14-zelliges Stadium abgebildet, welches dadurch entstanden ist, daß 2 von den kleinen Blastomeren sich auch schon gebildet haben. Es sind infolgedessen 6 kleine und 8 große Furchungskugeln zu unterscheiden, von denen die ersteren den letzteren ventral anliegen. In Fig. 10 ist die Dorsalseite dieses Furchungsstadiums dargestellt. Die 8 großen Blastomeren nehmen die Dorsalseite vollständig ein und berühren sich in der Mittellinie. Das Protoplasma mit dem darin liegenden Kern zeigt bei der Betrachtung des Totalpräparates dieselbe Form und Struktur wie bei den früheren Stadien.

Nach einem weiteren Zeitraum von $^1/_2$ Stunde haben sich alle 4 kleinen Blastomeren geteilt, wodurch dann das 16-zellige Stadium (Fig. 11 und 12) erreicht ist. Alle Zellen liegen dicht aneinander geschmiegt, in einer jeden von ihnen ist mit Leichtigkeit sowohl der Kern, als auch das Protoplasma mit seinen strahlenförmigen Ausläufern zu erkennen. Sowohl die 8 kleineren, wie auch die 8 größeren Blastomeren bilden je eine etwas unrelmäßige Schicht, die beide durch die ursprüngliche Aequatorialfurche getrennt werden. Die Richtung der Furchen, welche das 8-zellige Stadium in das 16-zellige zerlegt haben, darf daher wohl als meridional bezeichnet werden.

Wird das in Fig. 11 gezeichnete Ei um 90° unter dem Deckglase gerollt, so entsteht das Bild, welches in Fig. 12 wiedergegeben ist.

Daß die ersten Furchungen in typischer Weise wie totale verlaufen, ist durch diese Beschreibung vollständig bewiesen. Doch es beginnt nun bei dem 16-zelligen Stadium die Furchung superficiell zu werden, denn im Zentrum des Eies sammelt sich jetzt eine kompakte Dottermasse an, an welche die verschiedenen noch folgenden Furchungen nicht mehr heranreichen.

Die weitere Furchung, die von E. Van Beneden und E. Bessels (6) genau beschrieben worden ist, und für welche die beiden Autoren die fortlaufende Reihe von 16, 24, 32, 40, 56, 64, 96, 104, 112 Furchungskugeln gefunden und abgebildet haben, wurde einer genaueren Untersuchung von mir nicht unterzogen.

Das Ei hat nach Beendigung der Segmentation das Aussehen, wie es in Fig. 13 dargestellt ist. Die Größe der einzelnen Zellen variiert etwas, doch ist der Unterschied kein allzu großer. Man bemerkt, daß diejenigen Zellen, welche aus den kleineren Blastomeren hervorgegangen sind und der ventralen Seite des Embryos entsprechen, etwas kleiner sind als die aus den großen Furchungskugeln entstandenen dorsal gelegenen Blastodermzellen.

Ein Stadium, bei dem das Blastoderm schon fast vollständig gebildet worden war, wurde zerquetscht und ein Teil desselben mit starker Vergrößerung untersucht. Dabei stellte es sich heraus, daß die äußeren Grenzlinien der einzelnen Blastomeren sehr ähnliche polygonale Figuren bilden (Fig. 14). Die beiden Substanzen, die den Zellkörper der ersten Blastomeren bilden, haben sich in merklicher Weise gegeneinander verschoben, in der Art, daß die Hauptmasse des Protoplasmas mit dem Kern aus der Zellmitte heraus fast ganz an die Oberfläche gestiegen ist, so daß hier immer nur ein schmaler Dotterstreifen die Plasmateile der einzelnen Blastomeren scheidet. Die verhältnismäßig sehr großen Kerne zeigen das normale Aussehen der ruhenden Stadien; zahlreiche chromatische Mikrosomen liegen unregelmäßig verteilt im achromatischen Gerüstwerk. Der Nucleolus war in sämtlichen Kernen als dunkler gefärbtes, großes Gebilde zu erkennen.

Wenn das Blastoderm vollständig gebildet ist, so sind übrigens noch nicht alle Kerne mit ihren Plasmasphären an die Oberfläche gerückt. Viele verbleiben im Innern des Eies und werden dort später resorbiert.

Das Chorion ist nur in den Figg. 1—3 gezeichnet, in den übrigen Abbildungen ist es, weil ohne Belang, fortgelassen worden.

2. Die Blastodermbildung und das Dorsalorgan.

Ich habe bereits im vorigen Abschnitt darauf hingewiesen, daß die Kerne in den späteren Furchungsstadien das Bestreben zeigen, mit dem sie umgebenden Protoplasma an die Oberfläche des Eies zu rücken, und zwar durch amöboide Bewegungen.

Eine natürliche Folge dieses Vorganges ist, daß die mehr zentral gelegenen Protoplasmastränge dünner werden und in die periphere Hauptmasse des Plasmas schließlich einbezogen werden. Dadurch werden nun die zentral gelegenen Dotterkügelchen von den Plasmaumhüllungen befreit und können sich zu der zentralen Dottermasse vereinigen. Das Vorrücken geschieht in der Weise, daß pseudopodienähnliche Stränge peripher zu vorgeschoben werden und die Plasmahauptmasse nachfließt.

Fig. 15 zeigt einige interessante Eigentümlichkeiten. Der Schnitt ist einer Querschnittserie durch ein Ei entnommen, das sich in lebhafter Blastodermbildung befand. Man sieht außer flachen, oberflächlich liegenden Zellen 2 größere, in Dotter eingesenkte, von denen die eine außer 2 dicht nebeneinander liegenden Kernen noch mehrere Vakuolen enthält. Letztere werden wohl dadurch entstanden sein, daß die in dem Plasma gelegenen Dotterkügelchen von diesem chemisch verändert und verbraucht worden sind. Auf diesem Schnitt ist noch ganz deutlich die Abgrenzung der einzelnen an der Oberfläche des Eies gelegenen Blastodermzellen zu erkennen. In ihnen bildet der Dotter noch einzelne unter sich getrennte Kügelchen, während er im Zentrum des Eies über eine weite Strecke schon zu einer kompakten, zentralen Dottermasse verschmolzen ist (Fig. 16). In dieser kommen noch vereinzelte Kerne mit spärlichem Plasma vor, die als in der Tiefe zurückgebliebene Blastomerenkerne zu deuten sind. Die Kerne der an der Oberfläche liegenden Zellen zeigen das Ruhestadium; von Spindelbildungen ist nichts zu bemerken.

In dem in Fig. 20 abgebildeten Quadranten sehen wir, daß 4 Zellen bereits ihre endgültige, oberflächliche Lage eingenommen haben und eine fünfte im Begriffe ist an die Oberfläche zu rücken, indem sie zwischen 2 oberflächlichen Zellen ihren Platz einzunehmen versucht. Die Hauptmasse des Protoplasmas ist kugelförmig um den Kern angehäuft, und Plasmastränge erstrecken sich nach dem

Zentrum des Eies zu und nach der Oberfläche hin. Die 4 oberflächlichen Zellen zeigen bemerkenswerte Verschiedenheiten, die uns lehren, in welcher Weise die oberflächlichen rein plasmatischen Blastodermzellen sich bilden. In welcher Weise die Abgabe des Dotters vor sich geht, zeigt uns Fig. 19, die einen Teil des in Fig. 16 abgebildeten Querschnittes bei stärkerer Vergrößerung wiedergibt. In der Mitte befindet sich eine größere Ansammlung von reinem Zellplasma, in dem der Kern liegt, und auch peripher ist auf einer größeren Strecke der Dotter bereits geschwunden, während im übrigen Bereich noch mehrere Dotterkügelchen zu beobachten sind, die dicht aneinander gelagert sind und nur noch durch sehr schmale Protoplasmastränge getrennt werden. Einige von diesen Dotterkügelchen werden schon nicht mehr vollständig umflossen, sondern berühren nur noch mit einem kleinen Teile ihrer Oberfläche das Zellplasma.

Im weiteren Verlaufe der Entwickelung schwinden allmählich die inneren Zellgrenzen, die den Dotter der oberflächlichen Blastomeren gegen die zentrale Dottermasse abgrenzten. Das Zellplasma wird überdies von dem ursprünglich ihm zugehörigen Dotter durch eine Membran schärfer abgegrenzt.

Die mit ihren Kernen an die Oberfläche des Eies getretenen Plasmakörper bilden das Blastoderm, doch setzt sich dieses keineswegs aus gleichartig gestalteten und über die Peripherie gleichmäßig verteilten Zellen zusammen. Bei der Untersuchung von Querschnitten durch den Keim ergibt sich sofort, daß auf der einen Längsseite die Zellen viel zahlreicher und dichter aneinander gedrängt angetroffen werden als auf der anderen.

Während auf dieser letzteren sich die Blastodermzellen nach Abgabe ihres gesamten Dotterinhaltes zu flachen, teilweise platten Elementen ausgezogen haben, erscheinen sie auf der ersteren würfelförmig oder häufig noch höher, sogar prismatisch geformt.

Aus der lateralen Anhäufung der Blastodermzellen entsteht der Keimstreifen. Bergh (16) sagt darüber p. 239: „Das erste Erscheinen des Keimstreifens manifestiert sich bei Gammarus durch eine höchst regelmäßige Anordnung der Zellen der betreffenden Region des Blastoderms; gleichzeitig werden die Zellen höher und dichter gestellt. Kurz nachdem er zum Vorschein gekommen ist, zeigt er das in Fig. 1 dargestellte Aussehen. Die ihn zusammensetzenden Zellen sind nach 2 sich kreuzenden Liniensystemen angeordnet, nämlich erstens Linien, die etwa quer zur Längsachse verlaufen, und zweitens bogenförmige Längslinien, deren

Konkavität nach einer verdickten Partie (*k* und *l* in der Figur) sieht. Diese verdickte Partie entspricht der späteren Leberregion + Kopfanlage, und die ihm gegenüberliegende Partie, wo der Keimstreif aufhört (nahe der rechten Seite der Figur) entspricht dem künftigen Hinterende der Embryonalanlage.“

Bergh gibt als Beleg für diese Ausführungen verschiedene sehr gute und zutreffende Figuren an. Sie entsprechen denselben Bildern, die ich unter dem Mikroskop wahrgenommen habe. Da Berghs Abbildungen einwandsfrei sind, habe ich davon Abstand genommen, durch gleiche Figuren die Reihe meiner Zeichnungen unnötig zu verlängern.

Eine regelmäßige Anordnung der Blastodermzellen zeigt übrigens Fig. 14, welche einen Teil des Keimstreifens auf der Oberfläche eines Eies darstellt, das ungefähr einem Stadium entspricht, wie es Bergh in seiner Fig. 1 abgebildet hat.

Daß der Keimstreifen zuerst an einer bestimmten Stelle angelegt wird und an dieser auch schneller als an den übrigen wächst, haben auch schon E. Van Beneden und E. Bessels (6) erkannt. Sie sagen darüber auf p. 29 der zitierten Abhandlung folgendes: „La multiplication des cellules du blastoderme par voie de division continue à marcher beaucoup plus rapidement à la face ventrale qu'à la face dorsale de l'embryon; il se produit ainsi un épaississement considérable de la couche blastodermique, c'est la bande cellulaire ventrale (Keimstreif) sur laquelle vont se former les appendices.“

Wie schon Bergh sagt, bildet sich der Keimstreifen durch eine regelmäßige Anordnung der Blastodermzellen in einer bestimmten Region des Eies. Schon auf recht frühem Stadium ist diese Erscheinung wahrzunehmen, indem die an die Oberfläche rückenden Kerne mit ihrer Plasmasphäre die Tendenz zeigen, sich mehr nach einer Seite der Oberfläche hin zu konzentrieren. Es ist dieses nun nicht, wie E. Van Beneden und E. Bessels behaupten, die Ventralseite des künftigen Embryos, sondern, wie auch Bergh nachgewiesen hat, findet die Zusammenlagerung der Blastodermzellen zwecks Bildung des Keimstreifens lateral statt. Erst im späteren Verlaufe der Entwickelung nimmt der Keimstreifen seine definitive Lage auf der Ventralseite ein. In welcher Weise der Keimstreif sich anlegt und die ersten Stadien seiner weiteren Entwickelung durchmacht, ersehen wir aus den Figg. 16, 17 und 18. Schon in jüngeren Stadien, wenn die protoplasmatischen Teile der Blastomeren noch nicht einmal vollkommen an die Oberfläche des Eies gelangt sind (Fig. 16), läßt sich feststellen, daß

die Zellen auf der einen Seite größer sind als auf der anderen. Dieser Gegensatz verschärft sich in späteren Stadien erheblich (Fig. 17 und 18); die Zellen nehmen dann eine höhere, sogar teilweise cylinderförmige Gestalt auf der betreffenden Seite an. Die Dorsalseite entspricht den in Fig. 18 mit *do* bezeichneten Zellen; was diese Zellen zu bedeuten haben, werden wir später erfahren. Da die beiden anderen Abbildungen ebenso orientiert sind, so würde also in diesen 3 Figuren oben = dorsal, unten = ventral zu bezeichnen sein. Daraus ergibt sich demnach, daß der Keimstreifen ursprünglich nicht ventral, sondern lateral gelegen ist.

An dieser Stelle ist es nötig, auf ein Organ hinzuweisen, das gleichzeitig mit der Anlage des Blastoderms gebildet wird. Es ist dies das Dorsalorgan — kugelförmige Organ — Mikropylapparat — oder Schalengrube, wie es von den verschiedenen Autoren genannt wurde.

Wenn der Keimstreif noch in der ersten Bildungsperiode begriffen ist, bemerkt man, daß einige von den zuerst an die Oberfläche gerückten Blastodermzellen sich an der künftigen Dorsalseite des Eies näher aneinander schließen und eine pyramidenförmige Gestalt annehmen, deren spitzes Ende der Peripherie zugekehrt ist, während der breitere Teil dem Zentrum des Eies zugerichtet ist. Es entsteht dadurch ein Gebilde, das mit einer Rosette Aehnlichkeit hat.

Ein ziemlich frühes Stadium des Dorsalorgans ist in Fig. 21 dargestellt, einem Querschnitt durch ein Ei, in dem sich der Keimstreifen bereits angelegt hat. Wir sehen rechts in der Figur 5 Zellen, die auf 4 Schnitten zu beobachten sind, also sich in einer Länge von 40 μ [1]) erstrecken. Diese 5 Zellen haben sich eng aneinander gelegt und unterscheiden sich von den benachbarten durch ihre bedeutende Größe. In weitem Abstande von dieser Zellansammlung liegen erst die nächsten Nachbarzellen lateral und nach der ventralen Seite zu. In ihrer Struktur unterscheiden sich schon auf diesem Stadium die Dorsalorganzellen von den übrigen durch die Größe ihrer ziemlich in der Mitte jeder Zelle liegenden Kerne. Das Protoplasma weist keinerlei Besonderheiten auf. Die Form dieser Zellen ist, wie schon erwähnt, pyramidenähnlich, während die Zellen des Blastoderms mehr cylinderförmig, prismatisch oder kubisch erscheinen. Die Außenfläche des Dorsal-

---

1) Das Ei wurde in Schnitte von 10 μ Dicke zerlegt.

organs ist nicht eben, sondern bildet eine dellenförmige Vertiefung, deren tiefste Stelle in der Mitte anzutreffen ist (Fig. 22) und welche sich nach vorn und hinten allmählich abflacht (Fig. 21). Beide Figuren, 21 und 22, sind Querschnitte durch dasselbe Ei; der Schnitt (Fig. 22) ist mitten durch die Anlage des Dorsalorgans gelegt worden. Die Kerne liegen mehr dem Zentrum zu, was wohl mit der sekretorischen Tätigkeit des Dorsalorgans zusammenhängt. Auf der gegenüberliegenden, nicht dargestellten Seite des Eies erscheint nur ab und zu in weiten Abständen eine langgestreckte Zelle, die jedoch unter sich durch einen oberflächlichen Plasmastrang in Verbindung stehen.

Seine vollkommenste Ausbildung erreicht das Dorsalorgan aber erst in einem ziemlich späten Stadium der embryonalen Entwickelung, um dann, wie wir später sehen werden, allmählich rückgebildet zu werden. Die Figg. 23 und 24 zeigen das Organ in seiner höchsten Entwickelung.

Ueber die Entstehung, Bedeutung, Funktion und den eigentlichen Wert des Dorsalorgans sind die Autoren geteilter Meinung. Dementsprechend weichen auch die bisherigen Versuche und Vorschläge, es anderen Gebilden analog oder homolog zu stellen, weit auseinander.

Ich habe es im folgenden versucht, die vergleichende Literatur über dieses strittige Organ zusammenzustellen und gleichzeitig die Ergebnisse hinzuzufügen, die ich für Gammarus locusta erhalten habe.

Die älteste Ansicht über dieses Organ, nach der es eine Mikropyle sein sollte, ist ja längst von den verschiedensten Forschern zurückgewiesen worden. E. Van Beneden und E. Bessels (6) schreiben hierzu p. 29: „Un micropyle est un orifice des membranes de l'œuf destiné à permettre l'entrée des spermatozoïdes. Il est évident qu'un organe qui se forme après la fécondation ne peut être considéré comme tel.“

Doch auch Van Beneden und Bessels konnten eine genaue Definition nicht geben. E. Bessels (7) hat sorgfältig das „kugelförmige Organ“ beobachtet. Er stellt p. 29 zwei Fragen auf, die er zu beantworten sucht: „Ist dasselbe lediglich deshalb vorhanden, weil es von den Vorfahren auf die Nachkommen vererbt wurde? Oder ist es auch noch deshalb da, weil es notwendig ist für die Existenz des Individuums?“ Er kommt zu der Ueberzeugung, daß das „kugelförmige Organ“ dem Rückenstachel der Zoëalarve gleichzustellen sei.

Nach DOHRN (5 und 8) entsteht die erste Anlage des Apparates in der Weise, daß mehrere große, kugelige Zellen sich zusammenlagern, wenn die Keimhaut schon den ganzen Dotter überzogen hat. Das Organ kann in verschiedenartigen Formen erscheinen, und DOHRN schließt daraus, daß ihm keine wesentliche Funktion beizumessen sei.

In der eben angeführten Habilitationsschrift (5) hat DOHRN p. 10 und 11 darauf hingewiesen, daß aus dem Zellhaufen am Rücken des Embryos, der mitten auf dem Dotter, von der Keimhaut umgeben, liegt sowohl eine Oeffnung mit einem kanalartigen Zugang, als auch ein dazu gehöriges, anhängendes Säckchen entsteht. Der Zellhaufen ist innen hohl, die äußere Wand geht in die Rückwand über, darüber ist eine kronenartige Bildung angelegt. Die kronen- oder gitterartigen Aufsätze entstehen aus einzelnen umgebildeten Zellen, die nach Verlust ihres Inhaltes und ihres Kernes, ganz und gar in die Bildung einer äußeren und inneren Cuticula aufgehen (8).

ULIANIN (9) hat einen großen Teil seiner Untersuchungen auf die Schalengrube, wie er das Dorsalorgan nennt, der Orchestia-Arten verwendet. Ueber die Entstehung dieses Organs haben wir schon oben, gelegentlich der Literaturangabe, gesprochen. Bald nachdem es angelegt ist, verändert das Dorsalorgan seine Stellung. Es wird allmählich nach dem dem Rücken des späteren Embryos entsprechenden Teile des Eies geschoben. Hat es seine definitive Lage eingenommen und einen gewissen Grad seiner Ausbildung erreicht, so wird von ihm eine strukturlose Cuticularhaut abgeschieden, die mit der zur selben Zeit von der Oberfläche des Eies ausgeschiedenen Cuticularhaut im Zusammenhange steht. Nach eingehendem Vergleiche zwischen dem kugelförmigen Organ der Arthropoden mit der Schalendrüse der Mollusken kommt ULIANIN zu dem Schlusse, daß beide entweder in Form einer einfachen lokalen Verdickung des Ektoderms oder in Form einer sackartigen Vertiefung dieser Verdickung erscheinen. Es spricht für die Homologie dieser beiden Organe nicht nur die Lage am Körper des Embryos, sowie die Art und die Zeit ihrer Anlagen, sondern auch die Aehnlichkeit der Veränderungen, welchen diese beiden Organe unterworfen sind.

PEREYASLAWZEWA (10) behauptet, daß die Anlage des Dorsalorgans bei Gammarus poecilurus an einer Stelle der Dorsalseite aus abgerundeten Zellen besteht, die einen Fächer bilden und sich in den Dotter einsenken. Diese Zellen vermehren sich, so

daß schließlich das Dorsalorgan einen beträchtlichen Raum einnimmt. Verf. hat übrigens, wie sie selbst bemerkt, das Dorsalorgan erst auf späteren Stadien entdeckt, wo, wenigstens den angeführten Figuren nach (60—62), schon längst das Entoderm eine große Ausdehnung im Innern des Eies angenommen hat. Sie vergleicht das Dorsalorgan dem „plaque dorsale" der Insekten. Im Verlaufe ihrer Ausführungen stellt sie folgende Behauptung auf, p. 197: „Il est indubitable que chez les Gammarus et de plus chez les Orchesties l'organe dorsale, ainsi que l'ectoderme avoisinant, détachent des cellules; leur nombre n'est pas grand, elles sont tout-à-fait liberées et s'enfoncent dans le vitellus nutritif."

Ich habe bei meinen Untersuchungen niemals Gelegenheit gehabt, ein derartiges Einwandern von Zellen des Dorsalorgans in den Nahrungsdotter zu beobachten. Es ist wohl möglich, daß ein derartiges Verhalten sich bei den Orchestia-Arten zeigt, doch hat auch keiner der Autoren etwas Aehnliches bei den verschiedenen Gammariden bemerkt. Jedenfalls tritt ein solcher Vorgang bei Gammarus locusta niemals ein. Für ihre Behauptung bringt Pereyaslawzewa auch keine Abbildung bei, die sich etwa auf diese Bildung beziehen könnte. Dagegen pflichte ich ihr vollständig bei, daß sich eine Cavität bildet, wenn das Dorsalorgan ein gewisses Stadium der Entwickelung erreicht hat, ja, diese Cavität wird sofort bei der ersten Bildung des Dorsalorgans mitangelegt. Man vergl. hierzu meine Figg. 21—24 und 43.

Rosiiskaya (11), welche Ulianins Untersuchungen über Orchestia littorea einer genauen Nachprüfung unterzog und weiter fortführte, fand im Gegensatz zu Pereyaslawzewa schon jüngere Embryonen, bei denen ein Dorsalorgan ausgeprägt war. Sie hat beobachtet, daß dasselbe sich schon zeigt, nachdem das Blastoderm kaum $^{2}/_{3}$ der Eioberfläche bedeckt, und zwar beschreibt sie dieses Organ als trichterförmiges Gebilde, dessen birnenförmige Zellen einen großen Kern mit je einem Nucleolus enthalten. Ueber das weitere Verhalten dieses Organs berichtet sie folgendes, p. 578: „Une fois placé sur la ligne médiane dorsale, il s'agrandit notablement et reçoit une cavité centrale. Les cellules éctodermiques qui l'entourent, prennent une forme cylindrique, très différente de la forme aplatie des cellules éctodermiques voisines et représentent une plaque ronde, ayant l'entonnoir dans le centre. Cette plaque est tout-à-fait analogue à la plaque dorsale de Moina et de Gryllotalpa (Fig. 28 *od.*)."

Bei ihren Untersuchungen über die Entwickelung der Caprella

ferox geht PEREYASLAWZEWA (12) nicht weiter auf das Dorsalorgan ein. In kurzen Worten führt sie an, p. 588, daß es erst spät erscheint und niemals dieselbe Größe erreicht wie bei den Gammariden und den Orchestien. Im Gegensatz zu diesen ist auch seine Form eine verschiedene. Es besteht nämlich anfangs nur aus 3 cylinderförmigen Zellen, die sich jedoch im Laufe der weiteren Entwickelung vermehren, aber niemals eine Vertiefung bilden. Das ursprüngliche Aussehen behält das Dorsalorgan bei bis zu seiner vollständigen Auflösung.

Ganz anders als bei der Caprella ferox verhält sich das Dorsalorgan bei Sunamphithoë valida, untersucht von ROSIISKAYA-KOSCHEWNIKOWA (13), wo es in Rosettenform, zusammengesetzt aus birnenförmigen Zellen, auftritt und einen tiefen Ausschnitt (cavité) bildet. Sind das Mesoderm, die Leberschläuche und der Darm weit genug entwickelt, so beginnt das Dorsalorgan an Umfang abzunehmen, während zu gleicher Zeit das Herz sich entwickelt. Ist letzteres vollständig gebildet, so gehen die letzten Reste des ersteren verloren. Es ist auch leicht möglich, daß das Mesoderm, welches das Dorsalorgan vollständig umgibt, zu seiner Resorption beiträgt.

CATHERINE WAGNER (14) unterzog Melita palmata nach dem Vorbild von PEREYASLAWZEWA und ROSIISKAYA einer genaueren Untersuchung und kommt betreffs des Dorsalorgans zu folgenden Resultaten. Während auf der Dorsalseite des Embryos die Ektodermzellen im allgemeinen vollständig abgeflacht sind, treten einige sehr große, anfangs amöboide, dann aber sich verlängernde und birnenförmige Zellen hervor, die fächerartig angeordnet sind. Sie bilden das Dorsalorgan, das wieder rückgebildet wird, sobald das Herz anfängt sich zu entwickeln, und vollständig verschwunden ist, wenn der Embryo ausschlüpft.

Ueber die Entstehung des Dorsalorgans sagt DELLA VALLE (15) auf p. 195: „La glandola dorsale comincia semplicemente come un ingrossamento di un certo numero di micromeri situati ad uno degli estremi della piastra embryonale (Fig. 23). Negli stadi successivi, a questo inspessimento segue una leggera introflessione, e finalmente si costituisce un sacchetto, o follicolo, sicome dirò più avanti.“

In seiner Arbeit über die Drehung des Keimstreifens und die Stellung des Dorsalorgans bei Gammarus pulex hat BERGH (16) die Entstehung dieses Organs nicht weiter untersucht. Er beschäftigt sich, wie der Titel seiner Arbeit es schon besagt, nur

mit der Stellung desselben in den verschiedenen Entwickelungsstadien des Embryos. Da er von den einzelnen Eiern die Eihaut entfernt hat, die am Dorsalorgan immer etwas haften blieb, so stellte er p. 248 die Möglichkeit auf, daß der helle Raum, der zwischen der Eihaut und dem Dorsalorgan entsteht, und in welchen die Zellen dieses Organs Ausläufer hineinsenden, nur ein Kunstprodukt ist, welches durch ein Zusammenschrumpfen entstanden sei. Dieser Annahme kann ich auf Grund meiner zahlreichen Präparate widersprechen. Ich habe zwar auch von den einzelnen Eiern zum Teil die Eihaut vollständig entfernt, meistens dieselbe jedoch nur mit einer feinen Präpariernadel angeritzt. Es zeigte sich aber immer dasselbe Verhalten der einzelnen Zellen des Dorsalorgans, wie es auch in den Figg. 23, 24 und 43 angegeben worden ist. Weiterhin macht Bergh auf die Struktur der Dorsalorganzellen aufmerksam. Die Kerne sollen am äußeren Rande der Zellen liegen, also peripher, was Bergh mit ihrer angeblichen sekretorischen Tätigkeit in Zusammenhang bringt. Bei meinen Präparaten konnte ich ein derartiges Verhalten der Kerne nicht beobachten, sie lagen vielmehr stets dem zentralen Rande der Zellen näher als dem peripheren. Was die sekretorische Tätigkeit anbetrifft, so kann ich auf Grund meiner Figg. 31 und 43 Berghs Annahme bestätigen, denn in beiden Abbildungen ist deutlich ein Sekret zu erkennen, das dem Dorsalorgan entstammt. Verf. weist darauf hin, daß die Lage des Dorsalorgans, entgegen den Behauptungen früherer Forscher, von Anfang an eine dorsale ist, was er als „eine zum Keimstreifen symmetrische“ bezeichnet, und zwar wird es gleich in seiner definitiven Stellung, mitten auf dem Rücken angelegt, während der Keimstreifen in seiner frühen Entwickelung eine auffallende Lageveränderung erfährt.

Rossiskaya-Koschewnikowa (18) weist in ihrer letzten Arbeit über Gammarus pulex darauf hin, daß bei dieser Art das Dorsalorgan ungewöhnlich groß angelegt ist. Auch sie schließt sich Berghs Auffassung an, daß das Dorsalorgan mehr als Drüse zu betrachten sei, es sei der embryonale Rest eines Haftorgans.

Die Entwickelung und die Rückbildung des Dorsalorgans ist in den Figg. 21—24, 27, 30, 31, 43, 45, 46, 48, 51 angegeben. Die Figg. 21 und 22 sind schon früher besprochen worden. Ein etwas weiter entwickeltes Stadium ist in Fig. 27 dargestellt. Die einzelnen Zellen sind birnenförmiger geworden, dadurch ist auch nun schon die künftige Rosettenform des Organs angedeutet. Die Einstülpung ist noch sehr seicht. Sie senkt sich jedoch im Laufe

der weiteren Entwickelung immer tiefer ein. Auf dem Stadium, das in Fig. 30 abgebildet worden ist, hat das Dorsalorgan die typische Rosettenform bereits angenommen. Die pyramidenförmigen Zellen sind regelmäßig so angeordnet, daß die breite Basis an der Peripherie des Dorsalorgans liegt, während der spitze Teil der eingesenkten Mitte zugekehrt ist. Die Kerne liegen dem breiteren Zellteile näher und unterscheiden sich von den Ektodermkernen ganz deutlich durch ihre Größe. Das ganze Dorsalorgan ist in den Nahrungsdotter eingesenkt.

Fig. 31 stellt einen genauen Querschnitt durch einen jungen Embryo dar. Das Organ ist vollständig ausgebildet. Sehr deutlich ist auf diesem Schnitte ein Sekret zu erkennen, welches nach der Peripherie zu gelegen ist. Zwischen diesem und dem Protoplasma besteht keine scharfe Grenze, vielmehr gehen beide ganz unmerklich ineinander über.

Sehr auffallend ist es mir erschienen, daß die Zellen des Dorsalorgans sich mit Dotterkügelchen beladen können, die sie der zentralen Dottermasse entnehmen. Dieser Dotter scheint im Innern der Zellen zu einem Sekret verarbeitet zu werden, das nach außen abgeschieden wird. Bei diesem Prozeß kann es dann und wann auch vorkommen, daß unverbrauchte Dotterkugeln wieder nach außen abgeschieden werden. Auch auf noch viel späteren Stadien läßt sich eine Aufnahme von Dotterkugeln durch die Zellen des Dorsalorgans feststellen. In Fig. 47 finden wir in einer Zelle des Organs ein ziemlich bedeutendes Dotterkügelchen eingeschlossen. Ein anderer Schnitt durch dasselbe Ei (Fig. 48) zeigt uns die Tätigkeit des Dorsalorgans noch treffender. Seine ventrale linke Hälfte ist vollständig durchtränkt mit Dotter, der seine kompakte Kugelform aufgegeben hat und flüssig geworden zu sein scheint. Er ist eine innige Verbindung mit dem Protoplasma eingegangen; in der Cavität des Organs sehen wir dann wieder vollständig kompakten Dotter, der anscheinend nicht verbraucht worden ist. Auch zwischen dem Entoderm und dem Dorsalorgan finden sich noch Dotterreste.

Die sekretorische Bedeutung des Dorsalorgans zeigt sich am deutlichsten in Fig. 43.

Was nun die Vergrößerung des Dorsalorgans anbelangt, so glaube ich auf Grund meiner Präparate annehmen zu können, daß diese ohne gleichzeitige Zellteilung der bereits im jugendlichen Organ vorhandenen Elemente erfolgt. Niemals habe ich innerhalb des Dorsalorgans Kernspindeln nachweisen können. Pereyaslawzewa

sagt zwar, daß im Dorsalorgan von ihr Kernteilungsfiguren gesehen worden sind, doch hat Verf. leider keine derartigen Figuren abgebildet. Daß ein Wachstum des Organs stattfindet, geht aus meinen oben angeführten Figuren hervor. Auf frühen Stadien zeigt der Querschnitt durch das Dorsalorgan 2—3 Zellen, während später mitunter 10—12 Kerne gezählt werden konnten. Wie es auch aus meinen Abbildungen hervorgeht, so nehme ich an, daß dem Dorsalorgan benachbarte Ektodermzellen in dieses nach und nach einbezogen und hier zu den typischen Drüsenzellen umgewandelt werden. Ferner wird das Wachstum dadurch bedingt, daß die einzelnen Zellen selbst größer werden.

Die den Embryo umgebende Larvenhaut, die von einigen Forschern mit dem Amnion der Insektenlarven verglichen wird, war bei den weiter entwickelten Stadien immer sichtbar. Am deutlichsten zeigt sie sich in den Figg. 23, 24, 45 und 48.

3. Die Entstehung des quer verlaufenden Keimstreifens und des Entoderms.

Durch allmähliche Abgabe ihres Dotters erhalten die ursprünglichen Blastodermzellen das Aussehen normaler Zellen eines Deckepithels und sind nunmehr besser als Ektodermzellen zu bezeichnen. Dieses überzieht die ganze Oberfläche des Embryos und setzt sich aus flachen, teils aus kubischen oder cylindrischen Zellen zusammen. Wie schon vorhin erwähnt wurde, ist der Keimstreifen, der aus den Blastodermzellen gebildet wurde, nicht gleichmäßig über das ganze Ei angelegt, sondern wir finden ihn nur an einer Seite quer über das Ei verlaufen. Seine Längsachse fällt also nicht mit der Längsachse des Embryos zusammen, vielmehr steht sie senkrecht zu derselben. Querschnitte, die auf diesem Stadium durch das Ei gelegt werden, würden demnach den Keimstreifen direkt in seiner Längsrichtung treffen.

Die jüngste Entwickelungsperiode des Keimstreifens zeigt nur ektodermale Zellen, die aber sehr bald das Entoderm zu bilden beginnen. Die in Fig. 22 abgebildeten Ektodermzellen setzen sich aus kubischen, fast cylinderförmigen Zellen zusammen, die dicht aneinander gelagert sind und keinen Zwischenraum erkennen lassen. Dieser Schnitt ist ungefähr der Mitte des jugendlichen Keimstreifens entnommen; außerhalb dieser Region befinden sich nur wenige flache Zellen (Fig. 21).

Diese Ektodermanlage, die ursprünglich nur aus verhältnis-

mäßig wenigen Zellen besteht, breitet sich sehr bald weiter aus, indem die Zellen sich senkrecht zur Oberfläche teilen (Fig. 25). Die Länge des Keimstreifens beträgt hier ebenfalls noch weniger als der halbe Eiumfang, die Breite nimmt etwas mehr als $^3/_4$ der Eilänge ein. Das Ektoderm des Keimstreifens ist an seinen ventralen und dorsalen Enden stark abgeflacht, während in der Mitte die Zellen größer und höher erscheinen.

Ein weiteres Stadium der Ektodermentwickelung sehen wir auf dem Schnitte, der in Fig. 26 wiedergegeben worden ist. Dieser Querschnitt ist etwa durch die Mitte des Eies geführt worden, der Keimstreif demnach in seiner Längsrichtung getroffen. Das Ektoderm des Keimstreifens hat ungefähr die Hälfte des Eies umwachsen und setzt sich aus kleinen, teils cylinderförmigen, teils flachen Zellen zusammen. Die beiden größeren, oberen Zellen gehören dem in der Entstehung begriffenen Dorsalorgan an.

Während ursprünglich das Ektoderm nur in der Nähe des Dorsalorgans als Epithelverband bemerkbar war, kann man es im weiteren Verlaufe der Entwickelung bis zur ventralen Seite, schließlich auch darüber hinaus verfolgen. Erst wenn der Keimstreif nach vollendeter Drehung seine definitive, ventrale Lage erreicht hat, erscheint das Ektoderm als eine geschlossene Epithelschicht, die das gesamte Ei vollständig umwachsen hat.

Auf den bisher beschriebenen, jüngeren Entwickelungsstadien bildet das Ektoderm keinerlei Einbuchtungen oder Ausstülpungen, sondern breitet sich glatt an der Oberfläche des Eies aus. Es vollzieht sich jedoch bei einzelnen Ektodermzellen auf diesem Stadium ein eigentümlicher Vorgang, dessen wir Erwähnung tun müssen.

Einige ektodermale Zellen zeigen die Tendenz, Dotter in sich aufzunehmen. Ein ähnliches Verhalten hat Rosiiskaya (11) p. 569 auch schon angedeutet. Sie sagt darüber folgendes: „Les œufs, en voie de formation de l'entoderme, me fourniront des coupes très intéressantes (Fig. 21). On y voit, que chaque cellule blastodermique de la face ventrale présente deux parties différentes: la partie externe est d'un protoplasme condensé, se colorant vivement; la partie interne se colore très peu et semble imbibée de vitellus. Dans plusieurs de ces cellules on voit deux noyaux.“ Leider hat sie keine entsprechende Zeichnung beigelegt, wenigstens geht aus ihrer Abbildung nicht hervor, wie diese Dotteraufnahme zu stande kommt.

In Fig. 37—39 *d* sehen wir solche Ektodermzellen und auch

eine Entodermzelle, die je ein Dotterkügelchen umschlossen halten. Auf diese Weise werden die am meisten oberflächlich zwischen den Ektodermzellen gelegenen Dotterkügelchen aufgenommen, es erstrecken sich aber auch die Ektodermzellen etwas weiter in den Nahrungsdotter hinein, um dort ein Dotterkügelchen zu umfließen. Dieser letztere Vorgang wird wohl der ursprünglichere sein. Die Zelle, die auf diese Weise ein Stückchen Dotter aufgenommen hat, indem sie sich nach dem Innern des Eies zu ausdehnte, zieht sich dann wieder an die Oberfläche zurück. Zu dieser Annahme berechtigt schon der Umstand, daß die Dotterkügelchen, die im Bereich des eigentlichen, oberflächlich liegenden Ektodermstreifens angetroffen werden, bedeutend kleiner an Gestalt sind als diejenigen, welche mehr in der Tiefe des Eies gelegen sind. Die Dotterkügelchen, welche vom Entoderm eingeschlossen werden, sind ebenfalls nur recht klein.

Ueber die Entodermbildung bei den Crustaceen schreiben Korschelt und Heider (17) in ihrem Lehrbuche p. 344: „Im allgemeinen ist die Entodermbildung durch Invagination unter den Crustaceen ziemlich verbreitet. In anderen Fällen [Arthrostraken, Mysideen, Cumaceen, Cirripedien (?)] unterbleibt die Bildung einer Einstülpung, und die Sonderung des Entoderms vollzieht sich in der Form einer soliden Zelleinwucherung."

Diese Angaben kann ich auf Grund meiner Beobachtungen nicht bestätigen. Eine solide Zelleinwucherung konnte ich niemals beobachten, denn im Bereiche einer langen, streifenförmigen Zone traten an den verschiedensten Stellen der Ektodermanlage Zellen in das Innere des Nahrungsdotters hinein. Es kam zwar vor, daß mehrere Zellen an ein und derselben Stelle aus dem ektodermalen Verbande ausschieden und nach dem Zentrum des Eies zu vordrangen, doch wanderten gleichzeitig auch an anderen Stellen der Eioberfläche noch Zellen in das Innere des Embryos hinein, so daß eine bestimmte Invaginationsstelle nicht nachweisbar war.

Die verschiedene Auffassung der Entodermbildung bei den Amphipoden hat zu manchen Kontroversen Veranlassung gegeben. Pereyaslawzewa (10) und Rosiiskaya (11) behaupteten, daß sich die Blastodermzellen zu gleicher Zeit in tangentialer, als auch in radialer Richtung teilen. Das Entoderm entsteht lediglich aus den inneren Zellen, die beim ersten Teilungsmodus auftreten, indem sie sich tiefer in den Nahrungsdotter einsenken, ebenso wie einzelne Zellen, die von der Furchung zurückgeblieben sind.

Dieser Annahme hat BERGH (16) widersprechen können, ohne daß er sich eingehend mit der Keimblätterbildung bei Gammarus befaßte. Er sagt p. 237: „.... will ich nicht unerwähnt lassen, daß es mir, nach dem, was ich gesehen habe, keineswegs wahrscheinlich ist, daß das Entoderm durch Zusammenlagerung ursprünglich zerstreuter Dotterzellen entstehe, wie PEREYASLAWZEWA und ROSIISKAYA meinen, vielmehr entsteht dasselbe, wie ich glaube, durch Einwucherungen von Blastodermzellen an einer bestimmten Stelle, die also dem Blastoporus entsprechen dürfte."

In ihrer zweiten Arbeit über Sunamphithoë kommt ROSIISKAYA (13) zu der Erkenntnis, daß das Entoderm nicht nur infolge tangentialer Teilungen der Blastodermzellen entsteht, sondern daß auch einzelne Ektodermzellen sich aus dem Epithelverband lösen und in das Innere des Eies hineinwandern. Wie schon oben bemerkt, kommt bei Gammarus locusta eine direkte Entodermbildung durch Zellteilung des Ektoderms nicht vor.

Auch C. WAGNER (14) gibt keine genauen Zeichnungen, die die Entodermbildung betreffen. Sie sagt nur im Text, daß im Stadium der Entstehung des Entoderms einzelne Blastodermzellen sich in tangentialer Richtung teilen. Von den neu entstandenen Zellen haben einige das Bestreben, in das Innere des Nahrungsdotters hineinzuwandern, um sich dort vollständig mit Dotter anzufüllen.

Bei Gammarus locusta geht die Entodermbildung in der Weise vor sich, daß einzelne Zellen des lateral gelegenen Ektodermstreifens sich in radialer Richtung teilen. Die durch diese Zellvermehrung entstehende Spannung und Ueberfüllung im ektodermalen Zellkomplex veranlaßt einige der Zellen, in das Innere des Nahrungsdotters hineinzuwandern. Wir erhalten dann das Bild, wie es in Fig. 25 dargestellt ist. Die eine der Ektodermzellen steht gerade im Begriff, sich zu teilen, die daneben befindliche Zelle wandert in das Innere des Nahrungsdotters hinein. So wie überall, wo einzelne Zellen sich aus einem epithelialen Verband ablösen, sehen wir auch hier die betreffenden Zellen (*a* in Fig. 25) eine birnenförmige Gestalt annehmen. Ihre Kerne, die sich von den ektodermalen Zellkernen in keiner Weise unterscheiden, rücken nach dem Innern des Eies zu, und die Protoplasmamasse folgt nach. Noch deutlicher ist dieses Verhalten in der zweiten Zelle, *a'*, zu sehen, die ebenfalls aus dem Ektodermstreifen auswandert. Hier liegt der Kern fast vollständig am breiteren Rande der Zelle, während der größere Teil des Protoplasmas noch der Außenseite des Eies genähert ist. Eine einwandernde Entoderm-

zelle, die noch nicht so weit in den Nahrungsdotter eingedrungen ist, zeigt *a*''. Der Kern ruht in der Mitte der Zelle, welche noch zum größten Teil zwischen dem sie umschließenden Ektodermstreifen liegt und bis zur Oberfläche des Keimstreifens hinanreicht.

Das Aussehen der Zellen, die den Ektodermverband verlassen haben, zeigt Fig. 26. Hier sind 3 Zellen von ziemlich gleicher Größe vorhanden, die alle noch den spitzen Fortsatz tragen, der zuletzt zwischen den Ektodermzellen heraustrat. Zwei von diesen Zellen haben eine fast kugelige Gestalt angenommen, die dritte jedoch erscheint unregelmäßig geformt und ist im Begriff, weiter nach dem Zentrum zu in den Nahrungsdotter einzuwandern.

Die bisher betrachteten Entodermzellen waren größer als die übrigen Ektodermzellen. Dieser Umstand ist nicht als eine regelmäßige Erscheinung anzusehen, denn in anderen Fällen sind sie gleich groß, zuweilen sogar noch kleiner als die im Ektodermverband verbleibenden Elemente.

In Fig. 27 sehen wir eine derartige kleinere Zelle, *a*', und eine den Ektodermzellen in Größe und Struktur genau gleichende, *a*''.

Auch ist es nicht immer der Fall, daß nur vereinzelte Zellen in das Innere hineinwuchern, es können mehrere nebeneinander liegende Zellen entweder gleichzeitig, oder doch die eine gleich nach der anderen in den Dotter eindringen. Ein solches Verhalten ist in den Figg. 29 und 30 angegeben; *a*' in Fig. 29 zeigt 2 Zellen, welche wohl dieselbe Ursprungsstelle zwischen denselben beiden Ektodermzellen haben. Während die eine schon vollständig aus dem Ektodermverbande ausgeschieden ist, steht die andere noch mit ihm im innigen Zusammenhange. Die Richtung des spitzen Ausläufers der ersten Zelle läßt darauf schließen, daß sie dort ihren Platz hatte, wo die zweite Zelle jetzt heraustritt. Etwas Aehnliches zeigt *a*'' in Fig. 29 und 30. Ein Komplex von 2—3 Entodermzellen hat sich in der Weise angeordnet, daß ein Dreieck gebildet wird. Die eine Spitze kann längere Zeit zwischen 2 Ektodermzellen eingekeilt bleiben, endlich aber erfolgt immer eine vollständige Ablösung. In Fig. 29 ist die Auswanderung aus dem Ektodermstreifen bereits erfolgt, in Fig. 30 sehen wir die Zellgruppe aber noch mit dem Ektoderm verbunden.

In Fig. 30 ist eine Zelle, *a*', dem Dorsalorgan dicht angelagert; sie ist ebenfalls aus dem Ektoderm in den Nahrungsdotter hineingewandert. Die Figur könnte den Anschein erwecken, als ob die Zelle aus dem Dorsalorgan selbst ausgeschieden sei, dies ist jedoch nicht zutreffend. Bei der Durchmusterung meiner sämtlichen Schnitt-

serien ist es mir niemals gelungen, das Auswandern von Entodermzellen aus dem Dorsalorgan nachzuweisen, ich kann also nur annehmen, daß die einwandernden Entodermzellen stets aus dem Ektoderm ausgeschieden werden.

In Fig. 31 ist ebenfalls eine Entodermzelle (*dz'*) zu bemerken, die dem Dorsalorgan unmittelbar anliegt. Dieses ist jedoch durch eine feste Zellmembran von ihr getrennt, außerdem sieht man einen winzigen Zwischenraum zwischen Dorsalorgan und Entodermzelle. Auch diese, nebenbei bemerkt, mit Dotter angefüllte Zelle ist nicht aus dem Dorsalorgan entstanden, sondern stammt, wie alle anderen Entodermzellen, aus dem Ektoderm.

Diese Behauptung steht freilich im Widerspruch mit der Ansicht Pereyaslawzewas, welche anführt, daß auch aus dem Dorsalorgan Dotterzellen ausgeschieden werden. In ihren Zeichnungen ist aber dafür kein Beweis erbracht.

In Fig. 30 findet sich eine andere Zellgruppe, *a'''*, bestehend aus 3 Zellen, von denen die mittlere die größte ist. Aus der Gestalt dieser Zellreihe ist zu ersehen, daß die dorsale und mittlere Zelle ursprünglich nicht unmittelbar nebeneinander im Ektoderm lagen, sondern durch eine Epithelzelle getrennt waren. Erst nach dem Verlassen des Ektodermstreifens haben sie sich aneinander gelagert, wodurch die jetzige Gestalt jener Ansammlung entstanden ist.

Diese ersten aus dem Ektoderm auswandernden Zellen bleiben diesem nun nicht alle angelagert, sondern zum Teil begeben sie sich weiter in den Nahrungsdotter hinein. Diese Zellen sind dann nicht unterscheidbar von im Dotter zurückgebliebenen Blastomeren. Beider Schicksal ist das gleiche. In ihre Zellkörper dringt der Nahrungsdotter hinein, das Plasma verschwindet infolgedessen allmählich, zuletzt bleibt der Kern zurück. Dieser löst sich ebenfalls auf, indem er zerfällt, oder indem der Kontur undeutlich verschwimmt. Dieses Verhalten vieler der ersten Entodermzellen, die besser Dotterzellen genannt werden, da sie mit der eigentlichen Entodermbildung nichts zu tun haben, hat zu manchen Irrtümern, die von verschiedenen Autoren begangen wurden, Veranlassung gegeben. Die Forscher erkannten nicht, daß die Zellen aus dem Ektoderm entstehen, wie Fig. 35 deutlich zeigt, sondern meinten, daß sie im Innern des Dotters zurückgebliebene Zellen seien, die von der Eifurchung herstammen und durch irgendwelche Einwirkungen nicht als Blastodermzellen an die Oberfläche gerückt wären. Diese Zellen sollten dann, nachdem das Ektoderm längst

den größten Teil der Eioberfläche eingenommen hat, wieder nach der Peripherie zu rücken, um dort das Entoderm zu bilden, wie es hauptsächlich PEREYASLAWZEWA (10) behauptet.

ROSIISKAYA (11) gibt ein gleiches Verhalten dieser Zellen an, doch in ihrer späteren Arbeit (13) sieht sie, daß auch Zellen von dem Ektoderm sich absondern. Freilich hat sie nicht erkannt, daß dieser Vorgang nicht eine Folge tangential gerichteter Zellteilung ist, sondern daß er lediglich durch Einwanderung im Epithelverband steckender Ektodermzellen erfolgt. Diese eingewanderten Zellen sollen im Verein mit den im Dotter von der Furchung her zurückbehaltenen Zellen das eigentliche Entoderm bilden.

Ich möchte hier gleich noch bemerken, daß es, wie oben angedeutet wurde, wohl nicht unwahrscheinlich ist, daß vereinzelte Blastomeren nicht an die Oberfläche des Eies rücken, sondern im Innern des Nahrungsdotters zurückbehalten werden. Sie haben dieselbe Bedeutung, wie die ersten vom Ektoderm aus in das Innere hineingewanderten Zellen, nämlich den Dotter nach Art der Vitellophagen zu verarbeiten. Die im Innern des Nahrungsdotters liegenden Dotterzellen nehmen amöboide Form an, wie dies aus der Fig. 25 klar ersichtlich ist. Die Zelle *dz*, Fig. 31, zeigt keine eigentliche Membran mehr, die Ausläufer des Protoplasmas erstrecken sich zwischen die einzelnen Dotterkügelchen hinein und hören dort ganz unmerklich auf.

Das Plasma zerfällt immer mehr, so daß schließlich der Kern nur noch von einer ganz feinen, kaum sichtbaren Schicht umgeben ist. Doch auch innerhalb des Kernes sind inzwischen bemerkenswerte Veränderungen vor sich gegangen (Fig. 35 α, β, γ). In diesen 3 Figuren sind die einzelnen Stadien des allmählichen Verfalls des Kernes dargestellt. Der Kern ist noch deutlich als hellere Zone zu erkennen, die nach dem Plasma zu nicht mehr durch eine feste Membran abgeschlossen ist. Von dem Kerngerüst ist nur wenig zu erkennen. Es hat sich die ganze chromatophile Substanz im Zentrum zusammengeballt. In Fig. 35 α ist nur ein Einschnitt zu bemerken, der ein kleines Stückchen von dem Ganzen abteilt. Fig. 35 β zeigt den Kernzerfall schon etwas deutlicher. Die Trennung der einzelnen Massen ist schon weiter vorgeschritten, der Einschnitt ist schon bedeutend größer geworden. In Fig. 35 γ endlich sehen wir schon den gesamten Kern in mehrere kleine Stücke zerfallen. Die Einheit des Kernes ist nicht mehr vorhanden.

Derartige Bildungen finden sich eigentlich niemals in der Nähe der Oberfläche des Eies, wohl aber dem Zentrum genähert.

In manchen Schnitten kann man den ganzen Resorptionsvorgang der Kerne an benachbarten Zellen beobachten.

Die ersten aus dem Epithelverband des Ektoderms in den Dotter übergetretenen Zellen, die in der Nähe des äußeren Blattes liegen bleiben, und alle später auswandernden Elemente bilden das Entoderm. Die Ektodermzellen fahren fort, sich in radialer Richtung zu teilen und aus dem Epithelverband herauszutreten, aber sie wandern nicht tiefer in den Nahrungsdotter hinein, sondern legen sich dicht an den Ektodermstreifen an und nehmen eine längliche Gestalt an. Sie beginnen nun sofort, sich mit großer Lebhaftigkeit zu teilen. Man hat öfter Gelegenheit zu beobachten, daß fast alle auf einem Schnitte befindlichen Entodermzellen im Zustande der Kernteilung sich befinden; Fig. 28 ist ein geeignetes Demonstrationsobjekt. Auf dem abgebildeten Halbkreise, der ungefähr der Mitte des Eies entnommen ist, sind 8 Entodermzellen zu bemerken, von denen nicht weniger als 5 karyokinetische Figuren aufweisen. Es ist nun nicht nötig, daß alle Spindeln nach derselben Richtung zeigen, vielmehr sehen wir, daß sie regellos angeordnet sind. Die Entodermzellen teilen sich also nicht etwa nur in radialer Richtung, wie das Ektoderm, sondern auch in tangentialer und zum Radius in allen beliebigen Winkeln stehenden Richtungen. Fig. 36 zeigt einen solchen Fall. Die 3 Kernteilungsfiguren sind nach 3 verschiedenen Richtungen orientiert.

Die Figg. 32—35 sind einer frontalen Längsschnittserie entnommen, die durch ein Ei mit schon ziemlich weit entwickeltem Keimstreifen ausgeführt wurde. Wir ersehen aus ihnen das Verhalten des Ektoderms zu dem Entoderm. In dem Schnitt, den Fig. 32 darstellt, bemerken wir außer dem ventralen Ende des schon recht weit entwickelten Dorsalorgans (*dc*) nur Ektoderm, sowie einige Dotterzellen. Das Ektoderm zeigt lateral zwei Verdickungen, entsprechend der Kopfanlage + Leberregion. Zwischen den beiden Verdickungen flachen sich die Ektodermstreifen allmählich ab. Die Verdickungen selbst bestehen aus nur einer Zellreihe, die sich aus hohen, cylinderförmigen Elementen zusammensetzt. Dasselbe Verhalten der verdickten Ektodermanlage sehen wir auch auf den 3 anderen Schnitten, Fig. 33—35. Frontale Längsschnitte lehren, daß das Entoderm auf diesem Stadium in zwei Streifen angelegt wird, die quer über das Ei verlaufen und auf dem in Fig. 33 abgebildeten Stadium sich etwa über $^2/_3$ des halben Eiumfanges erstrecken. Die Entodermstreifen verlaufen nicht parallel, sondern konvergieren nach der Ventralseite zu, um

sich füglich an einer bestimmten Stelle zu vereinigen. Die Stelle, an der die beiden Entodermstreifen zusammentreten, liegt annähernd in der mittelsten Transversalebene in der Ventralhälfte des Embryos.

Dieses Verhalten der beiden Entodermstreifen hat auch Bergh (16) beobachtet. Er kam, da er sich nur nebenbei mit der Keimblätterentwickelung beschäftigte, zu der Annahme, daß diese Vereinigungsstelle dem Blastoporus entsprechen würde. Wenn diese Annahme richtig wäre, so müßte von hier aus die gesamte Entodermbildung vor sich gehen. Dieses widerspricht aber den Tatsachen, denn im ganzen Verlaufe der beiden Entodermstreifen kann man Ektodermzellen auswandern und zu Entodermzellen sich umwandeln sehen.

Die beiden Entodermstreifen sind zumeist ziemlich gleichmäßig stark ausgebildet (Fig. 34), doch eilt zuweilen auch einer in der Entwickelung voran (Fig. 35).

4. Der parallel zur Längsachse gelegene Keimstreifen.

Wenn das Ektodermepithel die Eioberfläche vollständig bedeckt, hört die Einwanderung von Ektodermzellen in den Dotter auf. Gleichzeitig mit der Ausbreitung des Ektoderms über die ganze Peripherie des Embryos ist die Drehung des Keimstreifens vor sich gegangen. Von der lateralen Seite aus, auf welcher der Keimstreifen ursprünglich lag, hat er sich um 90° bis in die Längslage des Eies gedreht. Es ist dies ein Verhalten der Gammarideneier, auf welches Bergh (16) zuerst hingewiesen hat.

Nachdem der Keimstreif seine endgültige Lage erreicht hat, erscheint auch das Ei allseitig vom Ektodermepithel bedeckt. Auf der Dorsalseite besteht dieses mehr aus flachen, lang ausgestreckten Zellen, während man auf der ventralen Seite des Embryos etwas höhere, kubische und selbst cylindrische Elemente antrifft. In dem Querschnitt Fig. 43 ist deutlich der Unterschied zwischen den beiden Regionen und dem allmählichen Uebergang einer Zellform in die andere zu erkennen. Wenn sich zwischen einzelnen Zellen dieses Schnittes Lückenräume befinden, so sind das keine normalen Bildungen, sondern Kunstprodukte. Im allgemeinen bildet das Ektoderm einen festen, geschlossenen Epithelverband, der an keiner Stelle unterbrochen ist, nur das Dorsalorgan ist in ihm eingesenkt.

Im späteren Verlaufe der Entwickelung bildet das Ektoderm Einbuchtungen und Ausstülpungen, aus denen verschiedene Organe

entstehen. Auf den früheren Stadien ist von derartigen Bildungen noch nichts zu bemerken. In älteren Stadien ändert sich der histologische Charakter des Ektoderms insofern ein wenig, als bei reichlicher Vermehrung der Zellen auf der Ventralseite des Embryos ein fast typisches Cylinderepithel zur Entwickelung gelangt. Nach der Dorsalseite des Eies zu flacht sich das Ektoderm etwas ab, und es besteht dann in der Nähe des Dorsalorgans sogar aus einem typischen Plattenepithel (Fig. 43, 45—48).

Wie schon etwas früher kurz angedeutet wurde, legt sich, bald nach dem ersten Eintreten der Ektodermzellen in den Nahrungsdotter, das eigentliche Entoderm an. Es ist dieser Vorgang auf dem Entwickelungsstadium zu beobachten, wo der Keimstreifen seine Drehung schon begonnen, aber noch nicht vollendet hat. Die Anlage des Entoderms haben wir oben als zwei auf einer Seite dicht unter dem Entoderm quer über die Mitte des Eies verlaufende Zellstreifen kennen gelernt. Entsprechend der Drehung des gesamten Keimstreifens erhalten auch die Entodermstreifen, indem sie sich der Ventralseite allmählich nähern, zunächst eine schräge Stellung. Die Drehung des Keimstreifens schreitet weiter fort, und füglich liegt auch das Entoderm ventral. Die Entodermbildung erfährt während dieser Lageveränderung keine Unterbrechung, sondern es wachsen die beiden Streifen bedeutend an Umfang, indem ihre Zellen sich rege vermehren.

Die Folge dieser Vorgänge ist die Bildung der provisorischen Leberschläuche, wie sie schon von früheren Autoren beschrieben worden ist. Die beiden Entodermstreifen, welche vom aboralen Pol ventral rechts und links neben dem Ektoderm bis zum oralen Pol des Eies sich erstrecken, zeigen das Bestreben, mit ihren beiden freien, ventral und dorsal gelegenen Rändern in den Dotter hineinzuwachsen und einen Teil desselben zu umgreifen. Es entstehen dadurch zwei röhrenförmige Gebilde, die jedoch noch nicht überall vollständig geschlossen sind. Am aboralen Pol bemerkt man nur eine Zellplatte; weiter nach vorn trifft man die geschlossene Röhre (Fig. 40), die jedoch sehr bald in eine Rinne sich umgestaltet (Fig. 41). Zunächst besteht diese im Querschnitt aus ziemlich zahlreichen Zellen. Weiterhin, nach dem oralen Pol des Eies zu, nimmt ihre Zahl bedeutend ab. Die Rinne bleibt vorläufig noch etwas bestehen (Fig. 42), um dann schließlich nur eine seichte, dellenförmige Vertiefung zu bilden und endlich in zwei flache Entodermstreifen auszulaufen, wie wir sie in Fig. 43 antreffen. In

dieser Körperregion ist überhaupt die Entodermbildung ziemlich im Rückstand, nur einzelne, dem Ektoderm aufgelagerte flache Zellen machen sich bemerkbar.

Das Entoderm besteht auf den in Fig. 40—42 abgebildeten Schnitten aus kubischen und cylinderförmigen Zellen, die sich, je näher sie dem oralen Pole gelegen sind, mehr und mehr abflachen, so daß wir schließlich ziemlich flache, längliche Zellen beobachten können (Fig. 43). Im Innern des Nahrungsdotters finden wir immer noch einige Dotterzellen, die verschieden vorgeschrittene Stadien des Zerfalls aufweisen.

Zu erwähnen ist noch, daß die provisorischen Leberschläuche, entsprechend den beiden Entodermstreifen, von Anfang an paarig angelegt werden und sich symmetrisch auf beiden Längsseiten des Embryos, parallel zur Längsachse, ausbreiten. Zwischen beiden Leberschläuchen läßt sich immer noch eine feine Verbindung aus kleinen, länglichen Entodermzellen nachweisen.

Die provisorischen Leberschläuche haben in der eben beschriebenen Form nur transitorische Bedeutung, denn es entwickeln sich aus ihnen die definitiven Leberschläuche und der Mitteldarm des ausgebildeten Tieres.

Im weiteren Verlaufe der Entwickelung werden die provisorischen Leberschläuche mehr und mehr rückgebildet, und zwar beginnt dieser Prozeß auf der ventralen Seite der Schläuche. Die ventralen, in das Innere des Dotters hineinragenden Enden der Rinne verschwinden mehr und mehr; sie verschmelzen mit der ventralen, entodermalen Verbindungszone, die zwischen den beiden Leberschläuchen sich ausdehnt. Gleichzeitig verdickt sich diese entodermale Verbindungsschicht, indem die Zellen kubisch und cylindrisch werden, ihre einschichtige Anordnung aber bewahren. Die dorsal gelegenen Seiten der Rinnen bleiben vorläufig noch bestehen. Durch diesen Vorgang erklärt sich der in Fig. 44 abgebildete Halbteil eines Querschnittes, der ungefähr durch die Mitte des Eies geführt wurde. Das Entoderm bildet auf diesem Schnitt eine weite, große Rinne, die fast die ganze ventrale Hälfte des Eies einnimmt und deren Dorsalränder nach innen zu sich einkrümmen.

Infolge der außerordentlichen Schwierigkeit, die Eier vollkommen genau im Paraffin zu orientieren, ist dieser Schnitt leider nicht ganz senkrecht zur Längsachse des Eies geführt worden; doch wird durch diese etwas schräge Orientierung das Bild in

keiner Weise gestört oder die Deutung unsicher. Die Lücken im Ektoderm sind nur als Kunstprodukte aufzufassen.

Einzelne Entodermzellen haben auf diesem Stadium schon kleine Dotterkügelchen aufgenommen. Wie wir später noch sehen werden, füllen sie sich im weiteren Entwickelungsverlaufe fast vollständig damit an. Die Gestalt der einzelnen Zellen ist prismatisch, nur nach der ventralen Mitte zu erscheinen sie ein wenig abgeflachter, ein Verhalten, welches fast durch die ganze Länge der Entodermanlage auf diesem Stadium beobachtet werden kann.

Der Dotter zeigt die Neigung, die einzelnen Dotterkügelchen zu größeren Dotterballen zusammentreten zu lassen.

Ein weiteres Entwickelungsstadium des Embryos zeigen uns die Figg. 45 und 46. Beides sind Querschnitte durch dasselbe Ei, es ist nur die rechte Hälfte und die Medianregion dieser Schnitte abgebildet worden. Das Entoderm ist weiter nach der Dorsalseite zu gewachsen, hat sich dem Dorsalorgan bereits stark genähert, ohne es aber noch ganz zu erreichen. Daher bildet es noch kein vollkommen geschlossenes Epithel um den Dotter, sondern dieser grenzt dorsal noch unmittelbar an das Ektoderm und das Dorsalorgan. Fig. 45 ist dem vorderen Teile des Embryos entnommen, Fig. 46 dagegen entspricht einem Schnitte, welcher ungefähr 80 μ mehr nach der Mitte zu geführt wurde. Auf dem ersten Schnitte sehen wir noch ungefähr in der Mitte zwischen der ventralen Mittellinie und dem oberen Ende des Entoderms eine Verdickung des inneren Blattes. Sie entspricht der Stelle, an welcher das ventrale Ende des rechten provisorischen Leberschlauches in den Dotter hineinragte. Zwischen dieser Verdickung des Entoderms, in deren Bereich die Entodermzellen zweischichtig angeordnet erscheinen, und dem Dorsalrand des Entoderms fallen 2 Zellen dadurch auf, daß sie ziemlich große Dottermassen in sich aufgenommen haben. In Fig. 46 ist ein derartiges Verhalten des Entoderms in dieser Region nicht nachzuweisen. Wohl aber sind auf beiden Schnitten die mit Dotter angefüllten Entodermzellen auf der Ventralseite vorhanden. Ihre Zahl hat auf dem zweiten Schnitte sogar zugenommen.

Die Gestalt der Entodermzellen ist die gleiche wie auf dem vorher beschriebenen Stadium; bedeutende Größenunterschiede sind nur an den Zellen wahrzunehmen, die Dotterkügelchen aufgenommen haben. Diese sind dann doppelt, teilweise sogar dreimal so groß wie die übrigen Entodermzellen. In beiden Figuren finden wir

übrigens eine im Nahrungsdotter eingesenkte Dotterzelle mit stark reduziertem Protoplasma.

Ein weiteres Entwickelungsstadium zeigen Figg. 47 und 48 Das Abdomen des Embryos ist schon deutlich abgesetzt; die Extremitäten, die, weil für unsere Untersuchungen nicht von Belang, in den Zeichnungen nur angedeutet wurden, sind schon fast vollständig angelegt, und die Bauchganglienkette hat schon einen ziemlich beträchtlichen Umfang angenommen. Einzelne Mesodermzellen umgeben das Entodermrohr.

Das Entoderm hat sich auf der Dorsalseite vollständig geschlossen und den gesamten Dotter völlig umwachsen. Von der ursprünglichen Anlage der provisorischen Leberschläuche ist nichts mehr zu beobachten. Fig. 47 ist dem vorderen Körperteil näher gelegen als der Schnitt Fig. 48, der von der ersten Abbildung ungefähr 40 μ entfernt ist.

Auf beiden Schnitten sehen wir die einzelnen Entodermzellen zum größten Teil mit kolossalen Dottermassen angefüllt. In Fig. 47 sind die Seitenteile des Ektodermrohres noch gänzlich frei von Dotter. In Fig. 48 sind zwar auch noch dotterfreie Zellen lateral zu erkennen, doch hat ihre Zahl beträchtlich abgenommen. In Schnitten, die dem oralen Pol mehr genähert sind (Fig. 47), findet man dagegen auf der ventralen Seite die reich mit Dotter beladenen Entodermzellen stellenweise in zwei Schichten übereinander gelagert. Auf welche Weise übrigens die Entodermzellen mit Dotter angefüllt werden, ist weiter unten beschrieben.

Auch auf diesem Stadium erblickt man noch ab und zu im Nahrungsdotter eingesenkte Zellen, die zur Assimilation des Dotters beitragen.

Mit diesem Stadium ist die Bildung des inneren Keimblattes abgeschlossen. Durch Faltung und Lostrennung einzelner Entodermpartien entstehen in den folgenden Embryonalstadien die definitiven Leberschläuche, sowie der Mitteldarm.

Im Anschluß an die Darstellung der Entwickelung des Entoderms sei noch mit einigen Worten der Dotteraufnahme durch die Entodermzellen besonders gedacht.

In Fig. 50 ist der Beginn der Dotteraufnahme dargestellt. Wir sehen 3 Entodermzellen, in denen sich größere Dottermassen befinden. Der Verlauf der Auflösung des Dotters ist folgender: Zuerst lagert sich eine Entodermzelle an einen Dotterballen auf

einer Seite an. Es beginnt dann ein allmähliches Umfließen dieses Dotters durch das Zellplasma. Ist dieses vollendet, so wird der nun im Innern der Zelle liegende Dotterballen von pseudopodienähnlichen Fortsätzen des peripher liegenden Protoplasmas durchsetzt. Der erste Vorgang ist in dieser Figur nicht ersichtlich. Dagegen finden wir aber 2 Zellen, die je einen Dotterballen umflossen haben; die noch ganz peripher liegenden Kerne sind auf den Nachbarschnitten zu sehen. Die dritte Zelle ist schon mit der Spaltung des Dotters beschäftigt. Es ist eine Trennung desselben in 4 Teile eingetreten, zwischen denen der Kern gelegen ist, der sich seiner Umgebung anpassen mußte und infolgedessen seine ursprüngliche, kugelige Gestalt veränderte. Die Zwischenräume zwischen den einzelnen Zellen in dieser Abbildung sind wohl als Kunstprodukte aufzufassen, denn die einzelnen Entodermzellen hängen stets miteinander zusammen.

Ein etwas anderes Bild gewährt uns Fig. 49. In Fig. 45 sahen wir in der Nähe der in den Dotter hineinragenden Entodermstreifen 2 mit Nahrungsdotter erfüllte Zellen, die in Fig. 49 bei starker Vergrößerung gezeichnet worden sind. Die dorsale und auf diesem Schnitte größer erscheinende Zelle zeigt nur im Innern außer 2 kleinen Dotterkügelchen noch eine große, kompakte Dottermasse, in welche das Protoplasma 3 feine Ausläufer hineinsendet. Es wird auf diese Weise, wenn die Ausläufer sich im Innern des Dotters begegnen, dieses in kleine Kügelchen zerteilt, die leichter vom Protoplasma resorbiert werden können. In diesem Verfahren ist die kleiner erscheinende zweite Zelle schon weiter fortgeschritten. Es ist ihr gelungen, 2 Dotterkügelchen vollständig von der großen Masse loszutrennen. Ein dritter Ausläufer des Protoplasmas ist ebenfalls in den Dotter hineingedrungen. Die Kerne liegen in beiden Zellen dem Dotter dicht an.

Die Aufnahme des Nahrungsdotters geht nicht überall in der gleich lebhaften Weise vor sich. Einzelne Dotterschollen werden wohl überall resorbiert, aber im umfangreichsten Maße geht dieser Prozeß an der ventralen Seite und, wenn auch nicht mit der ganz gleichen Lebhaftigkeit, auf der dorsalen vor sich.

Ein anderes Bild der Dotterverarbeitung innerhalb der Entodermzellen gewährt uns Fig. 51. Es entspricht diese Zeichnung dem ventralen Teil des Entodermrohres in Fig. 47. Die Zellen sind der Partie entnommen, wo das Entodermrohr aus zwei übereinander liegenden Schichten von dotterhaltigen Zellen besteht. Die

Zerteilung des Dotters in kleine Kügelchen geht in den einzelnen Zellen wohl nach denselben Prinzipien wie in den vorhin erwähnten Entodermzellen vor sich. Die einzelnen Dottermassen zerfallen nämlich teils in größere, teils in kleinere Kügelchen. Nicht immer bleiben aber die dotteraufnehmenden Entodermzellen einzeln und bis zu einem gewissen Grade isoliert, sondern 2 und auch 3 vereinigen sich zur Bewältigung einer großen Dotterscholle. So erscheinen neben einzelnen riesig vergrößerten Zellen Gruppen von mehreren Entodermelementen (Fig. 51 *t*), die eine größere Dottermenge umflossen haben.

Nachdem das Ektoderm schon längst das ganze Ei als einschichtiges Deckepithel umgeben hat und die Anlage der Extremitäten als papillenförmige Erhebungen zu erkennen sind, beginnt die Bildung der Bauchganglienkette. In derselben sind verschieden geformte Kerne wahrzunehmen; teils erscheinen sie länglich oder bohnenförmig und ziemlich groß, teils zeigen sie kleine, kreisrunde Gestalt. Einige recht instruktive Schnitte, die gerade die Entstehung dieses Organs erkennen lassen, sind in den Figg. 53 und 54 abgebildet worden. Sie erklären uns den Bildungsvorgang, den man auf allen derartigen Stadien nachzuweisen Gelegenheit hat, vollständig. Fig. 53 entstammt einem Schnitte durch die Mitte des Embryos. In dem Zwischenraum, der vom Ekto- und Entoderm gebildet wird, liegen zerstreut einzelne Mesodermzellen. In der ventralen Medianzone der Ektodermanlage finden wir die Ursprungsstelle der Bauchganglienkette. Wie fast überall bei den Arthropoden, so sehen wir auch hier 2 Medullarwülste, dazwischen den Mittelstrang. Auf der rechten Seite der Abbildung finden wir eine typische Kernteilung. Die beiden Tochterplatten sind bereits gebildet, aber noch ziemlich dicht aneinander gelagert. Es war leider nicht möglich, die einzelnen chromatischen Elemente zu zählen, obwohl die U-förmige Schleifenbildung teilweise recht deutlich zu erkennen war. Ein noch schöneres Bild einer schon weiter vorgeschrittenen Teilung zeigt uns Fig. 54. Der dorsale Teil des Plasmas dieser in Teilung begriffenen Zelle hat bei der Tinktion eine etwas dunklere Färbung angenommen. Die Kernspindeln, die aus den großen Kernen der ventralen Ektodermzellen entstehen, stehen senkrecht oder doch nahezu senkrecht zur Oberfläche, und die Tochterplatten rücken in der Weise auseinander, daß 2 übereinander gelagerte Kerne entstehen und das Ektoderm

zwei- und mehrschichtig wird. Es schien mir, daß fast stets die dorsalwärts sich verschiebenden Kerne und Zellen kleiner waren als die ventral und peripher gelegenen, doch gleicht sich später dieser Größenunterschied teilweise, wenn auch nicht vollkommen, wieder aus. Einzelne der dorsalen Kerne der Anlage des Bauchmarks besitzen aber eine bedeutendere Größe und gleichen fast durchaus den oberflächlichen ventralen. Ich glaube, daß auf diese beiden Zellarten die großen und kleinen Zellelemente zurückzuführen sind, die im Bauchmark entwickelterer Stadien vorkommen.

In Fig. 57 und 58 sehen wir solche größeren Zellen, die aus dem festen Ektodermverbande dorsalwärts gerückt sind.

Wie schon oben angedeutet wurde, bilden die beiden streifenförmigen Verdickungen des Ektoderms, von denen jede rechts und links neben der ventralen Medianlinie fast durch die ganze Embryonalanlage sich hinzieht, die beiden Primitivwülste. An den Stellen, an welchen später die Bauchganglienzellen liegen, erscheinen die Streifen sehr frühzeitig knopfförmig verdickt. Die Entwickelung sowohl der Ganglienknoten wie auch der Primitivwülste schreitet vorn schneller vor als am hinteren Embryonalende, so daß an diesem stets noch jüngere Ausbildungsstufen angetroffen werden können. Der die Primitivwülste verbindende Mittelstrang ist nicht überall gleich breit, teilweise sind die ihn bildenden Zellen ganz flach ausgedehnt, so daß nur eine schmale Brücke zwischen den beiden Wülsten besteht, teilweise sind die ihn zusammensetzenden Zellelemente jedoch ziemlich hoch, fast cylinderförmig. An den Stellen, wo Ganglien entstehen, stülpt er sich tief, rinnenförmig, ein und stellt eine Verbindung zwischen dem rechten und linken Teil des Ganglienpaares dar (Fig. 56). In dieser Figur sind auch noch deutlich die Zellgrenzen der ursprünglichen Ektodermzellen des Mittelstranges zu sehen, die auf anderen Schnitten (Fig. 47 und 55) vollständig geschwunden sind.

Auch das Mesoderm entwickelt sich erst in einem verhältnismäßig späten Stadium der Embryonalanlage, nämlich dann, wenn die provisorischen Leberschläuche schon längst angelegt sind, das Entoderm also einen hohen Grad der Entwickelung bereits erreicht hat. Es tritt niemals auf, bevor das Ektoderm die zur Extremitätenbildung führenden Ausstülpungen aussendet, wohl aber erscheint es gleichzeitig mit diesen, oder doch kurz darauf. Sein Erscheinen fällt ungefähr mit dem Auftreten der Bauchganglien-

kette zusammen. Im vorderen Teile des Embryos entwickelt sich zuerst das Nervensystem, während im hinteren Körperabschnitt die Mesodermbildung voraneilt. Ebenso, wie die Bauchganglienkette, nimmt das Mesoderm seinen Ursprung in der Nähe der ventralen Mittellinie des Embryos. Zu beiden Seiten dieser Stelle entstehen symmetrisch die Mesodermelemente, wie wir das in Fig. 58 und 59 sehen können. Von Anfang an zeigen sie das Bestreben, zwischen Ekto- und Entoderm dorsalwärts zu wandern, indem sie auf diesem Wege eine einschichtige Zellplatte bilden oder aber auch an manchen Stellen Verdickungen entstehen lassen, die meistens in der lateralen Mitte des Embryos gelegen sind, wie wir sie in den Figg. 46, 48 und 52 wahrnehmen können.

Ein ziemlich frühes Entwickelungsstadium des Mesoderms zeigen uns die Figg. 57—59. Da die Mesodermbildung von hinten nach vorn zu vorschreitet, so findet sich auf Querschnitten, welche durch verschiedene Regionen des Körpers geführt sind, das Mesoderm auf verschiedenen Entwickelungsstufen. In Fig. 45 z. B. sind nur wenige Mesodermelemente zu bemerken, die alle mehr oder weniger der ventralen Mittellinie genähert erscheinen, während sie in Fig. 46 schon bis zur dorsalen Mittellinie vorgedrungen sind, und zwar erstrecken sie sich nach dort hin in Form eines zusammenhängenden Streifens. Dieser besteht aus einzelnen aneinander gelagerten Zellen, die stellenweise zweischichtig angeordnet erscheinen. Teilweise haben sich die Mesodermzellen dem Entoderm fest angelegt, teilweise liegen sie in der Mitte der primären Leibeshöhle zwischen beiden Keimblättern. Alle Zellen zeigen gleiche histologische Beschaffenheit, und auch ihre Größe stimmt so ziemlich überein.

Nicht vollständig sicher konnte ich die Frage entscheiden, ob das Mesoderm lediglich in der ventralen Mittelzone entsteht; es scheint vielmehr, daß auch an anderen Körperstellen Mesoderm durch Auswandern von Ektodermzellen gebildet werden kann. Vor allem glaubte ich diesen Bildungsmodus in den Extremitätenanlagen beobachten zu können. Fig. 60 und 61 scheinen mir darauf hinzudeuten, daß an den Stellen, an denen bereits die Kerne in zwei Schichten übereinander liegen, später eine Auswanderung erfolgen dürfte.

In dem folgenden Stadium finden wir das Mesoderm bedeutend weiter entwickelt. Die Zellen haben sich stark vermehrt. Diese Vermehrung erklärt sich einerseits aus Teilung der in oben be-

schriebener Weise gebildeten ersten Mesodermzellen, und Teilungsspindeln sind in diesen leicht zu beobachten; andererseits kommt allem Anschein nach auch Einwanderung von neuen Zellen aus dem Ektoderm vor. Wenigstens lassen Befunde, welche ich an einigen Stellen des Ektoderms machte, sich in diesem Sinne verwerten (Fig. 60 und 61).

Die oben erwähnten Figg. 57—59 zeigen deutlich die Ablösung der Mesodermelemente aus der ventralen Mittelzone des Ektoderms. Wenn auch nicht auf allen Schnitten in gleich deutlicher Weise, so ist doch in Fig. 57 klar zu sehen, daß das Mesoderm eine paarige Ursprungsstelle hat. Rechts und links vom Mittelstreifen, da, wo dieser in die Primitivwülste übergeht, lösen sich die Mesodermzellen ab, und zwar in so reicher Zahl, daß sie zu langen, seitlich und dorsalwärts sich erstreckenden Ketten verbunden erscheinen. Ich habe aber allerdings nicht volle Gewißheit erlangen können, ob nicht auch noch weiter seitlich aus dem Bereiche der Primitivwülste selbst Mesenchymelemente sich abtrennen. In manchen Fällen schien mir das aber tatsächlich vorzukommen, und es waren dann stets nur die kleinkernigen dorsalen Zellen der Ektodermverdickung, die in die primäre Leibeshöhle einwanderten. Weiter vorn (Fig. 44) treffen wir nur wenige freie Mesodermzellen, die wohl von hinten nach vorn gewandert sind. Ihrer Gestalt nach unterscheiden sie sich von ihren Mutterzellen, den Ektodermzellen, insofern, als sie spindelförmig erscheinen, während letztere cylindrisch sind.

Am weitesten ist in Fig. 47 und 48 das Mesoderm auf der Ventralhälfte des Embryos ausgebildet. Auch hier ist wieder die Beobachtung zu machen, daß am vordersten Körperende die Mesodermbildung zurückbleibt. In Fig. 47 sind verhältnismäßig wenig Mesodermzellen zu bemerken, während auf dem Schnitte, den Fig. 48 wiedergibt, eine ganz bedeutende Anzahl dieser Zellen zu erblicken ist. Das Mesoderm zieht sich fast bis zum Dorsalorgan hinauf und bildet ungefähr in der Mitte dieser Strecke mehrschichtige Zellansammlungen. Eine dieser Verdickungen, und zwar die rechte, zeigt Fig. 52 bei stärkerer Vergrößerung. Von dieser Zellgruppe aus setzt sich der Mesodermstreifen nach der Dorsalseite zu fort. Wie wir aus Fig. 48 ersehen können, hat sich eine Zelle dorsal bis zur Medianebene vorgeschoben. Ganz so weit sind die Mesodermzellen auf der linken Hälfte des Embryos noch nicht vorgedrungen. Es ist aber möglich, daß diese Erscheinung

so zu erklären ist, daß der Schnitt nicht genau senkrecht zur Längsachse geführt worden ist, denn auf den benachbarten, weiter nach hinten zu folgenden Schnitten ist das Mesoderm auf beiden Seiten dorsal neben der Mittellinie zu erkennen. Eine größere Ansammlung von Mesodermzellen liegt stets in der Nähe der Mitte beider Mesodermstreifen, also etwa dort, wo die durch die Hauptachse gelegte Frontalebene die Seitenteile des Embryos schneidet.

Rostock, den 13. Juli 1903.

Literaturverzeichnis.

1) H. RATHKE, Zur Morphologie. Reisebemerkungen aus Taurien, 1837.
2) G. MEISSNER, Beobachtungen über das Eindringen der Samenelemente in den Dotter. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. VI.
3) A. DE LA VALETTE ST. GEORGE, Studien über die Entwickelung der Amphipoden. Abhandl. d. Naturhist. Gesellsch. zu Halle, Bd. V, 1860.
4) FRITZ MÜLLER, Für DARWIN, Leipzig 1864.
5) A. DOHRN, Studien zur Embryologie der Arthropoden. Habilitationsschrift, 1868.
6) E. VAN BENEDEN und E. BESSELS, Mémoire sur la formation du blastoderme chez les Amphipodes, les Lernéens et les Copépodes. Mémoires couronnés Acad. Belgique, T. XXXIV, 1870.
7) E. BESSELS, Einige Worte über die Entwickelungsgeschichte und den morphologischen Wert des kugelförmigen Organs der Amphipoden. Jen. Zeitschr. f. Medizin und Naturwissensch., Bd. V, 1870.
8) A. DOHRN, Die Ueberreste des Zoëa-Stadiums in der ontogenetischen Entwickelung der verschiedenen Crustaceen-Familien. Jen. Zeitschr. f. Medizin und Naturwissensch., Bd. V, 1870.
9) B. ULIANIN, Zur Entwickelungsgeschichte der Amphipoden. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. XXXV, 1881.
10) SOPHIE PEREYASLAWZEWA et MARIE ROSIISKAYA, Études sur le développement des Amphipodes. I. Teil: PEREYASLAWZEWA, Le développement de Gammarus poecilurus, RTHK. Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou, 1888, (Nouv. Sér.) T. II, p. 183 ff.
11) Desselben Werkes II. Teil: M. ROSIISKAYA, Le développement d'Orchestia littorea SPENCE BATE. Ibid. p. 561 ff.
12) Desselben Werkes III. Teil: PEREYASLAWZEWA, Le développement de Caprella ferox CHRNW. Ibid. p. 582 ff.
13) Desselben Werkes IV. Teil: ROSIISKAYA - KOSCHEWNIKOWA, Développement de la Sunamphithoë valida CZERNIAVSKI, et de l'Amphithoë picta RATHKE. Ibid. 1890, (Nouv. Sér.) T. IV, p. 82 ff.
14) Desselben Werkes V. Teil: C. WAGNER, Développement de la Melita palmata. Ibid. p. 401 ff.
15) A. DELLA VALLE, Gammarini del Golfo di Napoli. Fauna und Flora des Golfes von Neapel, Bd. XX, 1893.

16) R. S. Bergh, Beiträge zur Embryologie der Crustaceen. II. Die Drehung des Keimstreifens und die Stellung des Dorsalorgans bei Gammarus pulex. Zoolog. Jahrbücher, Abt. f. Anatomie, Bd. VII, 1894.
17) Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Spezieller Teil. 2. Heft, 1892.
18) Rosiiskaya-Koschewnikowa, Étude sur le développement du Gammarus pulex. Bull. Soc. Impér. Natur. Moscou, 1896.
19) Langenbeck, Clara, Formation of the germ layers in the Amphipod Microdeutopus gryllotalpa Costa. Journ. Morph., Boston, Vol. XIV.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenbezeichnungen.

a', *a''* etc. im Stadium der Einwanderung sich befindende Zellen.
b Anlage der Bauchganglienkette.
bls Blastodermzellen.
d Dotter.
do Dorsalorgan.
ds Dotterzellen.
ec Ektoderm.
en Entoderm.
een einwandernde Entodermzellen.
g Ganglion.
m Mesoderm.
n Kern.
nc Nucleolus.
nds übrig gebliebene Kerne von Dotterzellen.
pe Plattenepithel.
prl provisorischer Leberschlauch.
s Sekret.
t Dotter aufnehmende Entodermzellen.

Sämtliche Zeichnungen wurden mit dem Zeißschen Zeichenapparate entworfen. Bei den Untersuchungen wurde ein Seibertsches Mikroskop benutzt. Tubuslänge 170 mm.

Tafel XIII.

Fig. 1. Totalpräparat. Befruchtetes Ei. Vergr. 100 : 1.

Fig. 2. Totalpräparat. 2-zelliges Stadium. Vergr. 100 : 1.

Fig. 3. Totalpräparat. 4-zelliges Stadium. Vergr. 71 : 1.

Fig. 4. Querschnitt durch ein 4-zelliges Stadium. Vergr. 100 : 1.

Fig. 5. Eine Blastomere des 4-zelligen Stadiums. Protoplasma umfließt sämtliche Dotterkügelchen und bildet eine Randschicht. Vergr. 230 : 1.

Fig. 6. Eine andere Blastomere eines 4-zelligen Stadiums. Kernteilung ist schon vor sich gegangen. Ungleiche Teilung des Protoplasmas. Vergr. 171 : 1.

Fig. 7. Totalpräparat. 8-zelliges Stadium. Ventralansicht. Vergr. 100 : 1.

Fig. 8. Dasselbe Ei. Dorsalansicht. Vergr. 100 : 1.

Fig. 9. Totalpräparat. 14-zelliges Stadium. Ventralansicht. Vergr. 100 : 1.

Fig. 10. Dasselbe Ei, um 180° gerollt. Vergr. 100 : 1.

Fig. 11. Totalpräparat. 16-zelliges Stadium. Ventralansicht. Vergr. 100 : 1.

Fig. 12. Dasselbe Ei, um 90° gerollt. Vergr. 100 : 1.

Fig. 13. Totalpräparat. Ei nach beendigter Furchung. Blastodermzellen bedecken die ganze Oberfläche. Vergr. 71 : 1.

Fig. 14. Quetschpräparat. Ein Stück aus dem Blastoderm eines Eies, welches ungefähr dem Stadium Fig. 13 entspricht. Vergr. 780 : 1.

Fig. 15. Blastodermbildung. Querschnitt annähernd durch die Mitte des Eies. Vergr. 171 : 1.

Fig. 16—18. Verschiedene Entwickelungsphasen der Blastodermbildung. Querschnitte durch verschiedene Eier. Fig. 16 Vergr. 171 : 1, Fig. 17 und 18 Vergr. 100 : 1.

Fig. 19. Dotterabgabe einer Blastodermzelle darstellend. Vergr. 1040 : 1.

Fig. 20. Teil eines Querschnittes. Blastodermbildung. Eine Zelle rückt aus dem Innern des Eies an die Oberfläche. Protoplasma hierbei die einzelnen Dotterkügelchen umfließend. Vergr. 171 : 1.

Tafel XIV.

Fig. 21. Querschnitt, die erste Anlage des Dorsalorgans und des Ektoderms zeigend. Vergr. 171 : 1.

Fig. 22. Querschnitt durch dasselbe Ei, dem oralen Pol etwas genähert. Vergr. 171 : 1.

Fig. 23. Dorsalorgan vollständig ausgebildet. Teil eines Querschnittes. Vergr. 443 : 1.

Fig. 24. Dorsalorgan auf der Höhe seiner Ausbildung. Querschnitt. Vergr. 443 : 1.

Fig. 25. Querschnitt durch das Ei, ungefähr die Mitte getroffen. Typische Entodermbildung. *a*, *a'*, *a''* einwandernde Entodermzellen, *ec* Ektoderm, *do* Dorsalorgan. Vergr. 171 : 1.

Fig. 26. Querschnitt durch die Mitte des Eies, aber Längsschnitt durch den Keimstreifen. Eingewanderte Entodermzellen *een*. Vergr. 171 : 1.

Fig. 27. Querschnitt ungefähr in der Mitte des Eies, Längsschnitt durch den Keimstreifen, Einwanderung des Entoderms zeigend. Dorsalorgan schon weiter ausgebildet als in Fig. 24. Vergr. 171 : 1.

Fig. 28. Querschnitt durch die Mitte des Eies. Die eingewanderten Entodermzellen teilen sich lebhaft. Vergr. 171 : 1.

Fig. 29. Querschnitt durch das Ei, zwischen oralem Pol und Mitte geführt. Einwandern von zusammenhängenden Zellen in den Nahrungsdotter. Vergr. 171 : 1.

Fig. 30. Querschnitt durch die Mitte des Eies. Längsschnitt durch den Keimstreifen. Dorsalorgan typische Rosettenform. Einzelne Zellkomplexe im Innern des Eies. Vergr. 171 : 1.

Fig. 31. Querschnitt durch die Mitte des Eies. Längsschnitt durch den Keimstreifen. Vergr. 171 : 1.

Fig. 32—35. Längsschnitte durch das Ei. Querschnitte durch den Keimstreifen. Entoderm in 2 Streifen angelegt. In Fig. 35 Einwandern von Zellen in den Nahrungsdotter. Vergr. 120 : 1. 35 α, β, γ Kernfiguren, durch Resorption entstanden. Vergr. 1680 : 1.

Fig. 36. Querschnitt, dem oralen Pol genähert. Lebhafte Teilung der Entodermzellen. Vergr. 171 : 1.

Fig. 37—39. Querschnitte durch dasselbe Ei, zwischen der Mitte und dem oralen Pol liegend. Dotteraufnahme in die Ento- und Ektodermzellen zeigend. Vergr. 171 : 1. — (Fig. 39 befindet sich auf Tafel XV.)

Tafel XV.

Fig. 40. Querschnitt durch ein etwas älteres Stadium, in der Nähe des aboralen Poles geführt. Links provisorischer Leberschlauch als geschlossene Röhre. Vergr. 171 : 1.

Fig. 41. Querschnitt durch dasselbe Ei, der Mitte etwas genähert, jedoch immer noch in der hinteren Hälfte: der Leberschlauch erscheint als Rinne. Vergr. 171 : 1.

Fig. 42. Querschnitt fast durch die Mitte desselben Eies. Vom provisorischen Leberschlauch schon noch weniger zu sehen. Vergr. 171 : 1.

Fig. 43. Querschnitt durch dasselbe Ei, etwas über die Mitte hinaus nach vorn zu geführt. Querschnitt durch den Keimstreifen, der jetzt seine definitive Lage eingenommen hat. Von den Leberschläuchen sind auf jeder Seite der ventralen Mittellinie nur noch 2 Zellen zu erkennen. Vergr. 171 : 1.

Fig. 44. Querschnitt durch ein älteres Stadium. Entoderm bildet eine weite, große Rinne. Einzelne Entodermzellen haben Dotterkügelchen aufgenommen. Erstes Erscheinen der Bauchganglienkette, *b*. Vergr. 171 : 1.

Fig. 45. Querschnitt durch ein etwas älteres Stadium. Ei und Keimstreifen quer getroffen. Ektoderm bildet Ausstülpungen; Mesoderm. Entoderm hat sich schon nach dem Dorsalorgan mehr hinauf gezogen. Einzelne entodermale Zellen enthalten Dottermassen. Mesodermanlage. Vergr. 171 : 1.

Fig. 46. Querschnitt durch dasselbe Ei, dem aboralen Pole genähert. Zwischen Ekto- und Entoderm liegen mesodermale Zellen. Im Entoderm schon mehr Dotter aufgenommen. Vergr. 171 : 1.

Fig. 47. Noch etwas älteres Stadium. Querschnitt fast durch die Mitte eines Embryos. Entoderm auf der Höhe seiner Ausbildung. Dotter in großen Mengen in den Entodermzellen vorhanden. Mesoderm zwischen Ekto- und Entoderm. Vergr. 171 : 1.

Fig. 48. Querschnitt durch dasselbe Stadium, dem aboralen Pole etwas näher liegend. Dotter im Dorsalorgan. Ventrale Mitte durchgerissen. Vergr. 171 : 1.

Fig. 54. Ein Stück aus der Bildungszone der Bauchganglienkette. Es entspricht diese Figur den in Fig. 44 abgebildeten Verhältnissen. Zellteilung behufs Bildung der Bauchganglienkette. Vergr. 1040 : 1.

Fig. 60. Ueberwiegen des Mesoderms der Bauchganglienanlage gegenüber. Sprossen des Ektoderms in der rechten Extremitätenanlage. Vergr. 310 : 1.

Fig. 61. Teil der linken lateralen Mitte des Embryos, Sprossen des Ektoderms, sowie Teilung einer Mesodermzelle zeigend. Vergr. 580 : 1.

Tafel XVI.

Fig. 49 und 50 zeigen die Aufnahme und Verarbeitung des Nahrungsdotters innerhalb der Entodermzellen. Vergr. 1040 : 1.

Fig. 51. Zerklüftung des Dotters in kleine Kügelchen zeigend. Die Figur zeigt das ventrale Stück des in Fig. 47 abgebildeten Entodermrohres stark vergrößert. Vergr. 730 : 1.

Fig. 52. Ansammlung der Mesodermzellen zwischen Ekto- und Entoderm. Dieses Stück ist dem Schnitt in Fig. 48, rechte Seite, in Höhe der Lateralachse, entnommen. Vergr. 580 : 1.

Fig. 53. Bildung der Bauchganglienkette, *b*, zeigend. Die Figur würde ungefähr Fig. 44 entsprechen. Sie ist zwar von demselben Ei entnommen, doch um 20 μ dem aboralen Pol genähert. Vergr. 406 : 1.

Fig. 55. Ventraler Teil des in Fig. 47 abgebildeten Schnittes vergrößert. Vergr. 406 : 1.

Fig. 56. Ein Teil der medianen Ventralhälfte. Demselben Ei entnommen, wie 47, 48 und 55. Vergr. 406 : 1.

Fig. 57, 58 und 59 zeigen die Entwickelung der Bauchganglienkette und des Mesoderms. Sie sind derselben Schnittserie entnommen, wie Fig. 45, 46, 49 und 50. Fig. 57 ist dem aboralen Pol am nächsten gelegen, dann folgt Fig. 58, am weitesten dem oralen Pole zu liegt Fig. 59. Vergr. 406 : 1.

Beiträge zur Anatomie und Histologie von Dentalium.

Von

Maria Boissevain.

Hierzu Tafel XVII—XIX.

Meine Untersuchung betrifft das im Golfe von Neapel vorkommende Dentalium entalis L., das mir durch Vermittelung der Zoologischen Station zu Neapel als solches in konserviertem Zustande zugeschickt wurde. Die Fixation von Dentalium scheint äußerst schwer zu sein; doch erhielt ich sehr schön ausgestreckte Exemplare, die mit Cocain betäubt und hernach in Eisessigsäure und zur weiteren Fixation noch eine halbe Stunde in Chromsäure gelegt worden waren. Andere Fixationsmittel waren: FLEMMINGsche Lösung, HERMANNsche Lösung, Sublimat-Eisessigsäure, Sublimat-Alkohol. In HERMANNscher Lösung waren die Präparate äußerst brüchig geworden; weitaus die günstigsten Resultate ergaben die durch die beiden letztgenannten Fixiermittel erhaltenen Exemplare.

Die aus vergleichend-anatomischen Gründen höchst wichtige Gattung Dentalium ist von LACAZE-DUTHIERS, FOL, PLATE, THIELE, PELSENEER und anderen Forschern ausführlich beschrieben worden. Als ich mich diesen Winter mit der Anatomie von Dentalium beschäftigte, stieß ich einerseits auf einige neue Tatsachen, anderseits war es mir möglich, einige schon gemachte Beobachtungen zu ergänzen. Aus diesem Grunde ist diese Arbeit nicht sowohl ein zusammenhängendes Ganzes, als vielmehr eine Reihe von einzelnen Beobachtungen.

Der Fuß.

An gut konservierten Exemplaren von Dentalium ist der Fuß über seine ganze Fläche mit Cilien bedeckt. Hat er sich weit ausgestreckt, so ist das Epithel sehr flach, und sind die Wimpern weniger deutlich zu sehen. Trotzdem lassen sie sich immer nachweisen.

Regelmäßig, auf kurze Abstände voneinander gelagert, liegen einzellige Drüsen, die zwischen den Epithelzellen nach außen münden. Sie durchsetzen die zirkuläre und longitudinale Muskelfaserschicht, erstrecken sich aber nie tiefer als diese letztere. Sie sind wechselnd von Gestalt je nach dem Kontraktionsgrade dieser Schichten: lang und schlauchförmig bei kontrahiertem, rund und birnförmig bei ausgestrecktem Fuße. Sie nehmen äußerst schwer Farbstoffe in sich auf, zeigen aber in Eisen-Hämatoxylin einen schwarzen, fein granulierten Inhalt. Der Kern ist immer deutlich nachweisbar in der Basis der Drüsenzelle.

Der Mantel.

Pigment. Nach Abpräparieren oder Entkalken der Schale werden kleine Pigmentflecken rings an der Basis des Mantels sichtbar, unterhalb der Ringfurche, welche den vorderen Wulst von der Matrix der Schale scheidet. Sie haben eine schwach braune Farbe und sind untereinander durch weniger deutliche Pigmentbrücken verbunden. Dentalien, die in Sublimat fixiert wurden, zeigten diese Pigmentierung am schönsten. Meistens sind 9 Flecken vorhanden, was gerade stimmt mit der Zahl der Längsrippen auf der Schale von Dentalium entalis. Auf Schnitten liegt das Pigment unter der Epidermis, als zahlreiche dunkle Körnchen zwischen den Bindegewebszellen.

Drüsen. Plate unterscheidet an dem Mantel drei Regionen von verschiedener histologischer Struktur, eine drüsige, eine gallertige und eine muskulöse. Die Einteilung scheint mir etwas künstlich, denn in Wirklichkeit besteht der ganze vordere Mantelwulst aus gallertigem Bindegewebe, wie das auch auf der Abbildung, welche Plate (7, Fig. 2) davon gibt, ersichtlich ist, und unterscheidet sich nur der Rand von dem übrigen Teile des Wulstes durch die Anwesenheit zahlreicher Drüsen und Muskeln. Nach Fol finden sich im Mantelwulste zwei verschiedene Sorten von einzelligen Drüsen. Plate unterscheidet deren drei. Beide Forscher unterscheiden 1) hantelförmige Drüsen, 2) keulenförmige Drüsen (ich übernehme Plates Nomenklatur). Letztere werden von Plate in zwei Unterarten gesondert, in helle und dunkle. Ich glaube aber Fol darin zustimmen zu müssen, daß es keinen funktionellen Unterschied zwischen diesen hellen und dunklen keulenförmigen Drüsen gibt, sondern daß es sich hier um Drüsen handelt, die

sich in verschiedenem Grade von Aktivität befinden. Die hellen keulenförmigen Drüsen sind der Innenseite des Mantelwulstes mehr zugekehrt, und ihre hinteren, angeschwollenen Körperenden liegen daher zwischen den dort anwesenden zirkulären Muskelfibrillen, während die dunkleren mehr der Außenseite zugekehrt und in dem rein gallertigen Bindegewebe eingebettet sind. Bei Kontraktion des Mantels, z. B. nach plötzlicher Abtötung des Tieres durch Fixation, werden die erstgenannten Drüsen sich wahrscheinlich am stärksten entleeren. An einem Exemplar, wo der Mantel sich wenig kontrahiert hat, ist auch die Grenze der hellen und dunklen Drüsen weniger deutlich ausgeprägt, so daß die beiden Arten gemischt auftreten. Auch ist an einem Präparat, das mit Eisen-Hämatoxylin gefärbt wurde, in einzelnen Drüsen ein allmählicher Uebergang von dem dunklen, feinkörnigen Sekret nach dem hellen, grobkörnigen wahrzunehmen.

Sinnesepithel. Unerwähnt blieb in den bisherigen Arbeiten eine ringförmige Zone von Wimperzellen, die ich für Sinnesepithelzellen halte (Fig. 8). Sie liegt gerade an der Stelle, wo das der Innenseite zugekehrte, drüsenfreie Mantelepithel im Bereiche des Randwulstes sich nach dem vorderen, drüsenreichen Mantelrande umbiegt. Diese Zone, die fortlaufend den ganzen Umfang des Mantels entlang geht, wird in ihrer Breite von 5—6 Epithelzellen gebildet, die größer und heller sind als die sie umgebenden Epithelzellen und außerdem sehr feine und zahlreiche Cilien tragen, die ein wenig kürzer sind als die Zellen selbst. Hat das Tier sich in seinen Mantel resp. Schale zurückgezogen, so liegen diese Zellen grade rings um den feinen Kanal, welcher als letzte Kommunikation für das ausfließende Atmungswasser zwischen den Mantelfalten offen bleibt. In Fig. 8 gebe ich eine Abbildung dieser Zellen. Leider konnte ich nicht mit Sicherheit unterscheiden, ob die Fasern, die man bis an die Basis der Epithelzellen verfolgen kann, Bindegewebs- oder Nervenfasern sind.

Was die zweite Drüsenzone, die dem inneren Epithel des Mantels angehört, betrifft, so scheint es mir, daß die Verhältnisse etwas anders liegen, als sie von Fol (2) und Plate (7) beschrieben worden sind. Fol meint, es wäre an dieser Stelle nur „un épithélium à caractère glandulaire bien plutôt qu'un amas de glandes unicellulaires", während Plate außer diesen drüsenartigen Epithelzellen große, dunkle, retortenförmige Drüsen nachwies, die zwischen ihnen ausmünden. An einigen gut konservierten Präparaten war es mir aber möglich zu konstatieren, daß die von den

beiden Forschern als Epithelzellen aufgefaßten Bildungen Bindegewebszellen sind, die sich an vielen Stellen epithelartig angeordnet haben. Diese Zellen sind groß, erscheinen immer sehr hell und auf den meisten Präparaten blasenartig angeschwollen. Sie pressen die sehr niedrigen Epithelzellen zusammen in der Weise, daß sehr oft der Kern der Epithelzelle zwischen zwei Bindegewebszellen zu liegen kommt, während der Epithelzellkörper sich als eine dünne Membran über die Bindegewebszelle ausspannt. Das ist höchst wahrscheinlich die dünne Cuticula, welche Plate an seinen Epithelzellen beobachtet hat. Fig. 6 gibt ein Bild dieser Drüsenzone, so wie sie an vielen meiner Präparate zu beobachten war. Die Epithelzellen tragen ein zartes Wimperkleid, das an vielen Stellen unterbrochen wird durch die Ausmündungen der zahlreichen, dunklen, retortenförmigen Drüsen, die Plate zuerst beschrieben hat. Daß die Zellen, die ich als Bindegewebszellen erkannte, sich mit an der Sekretion beteiligen würden, ist nicht wahrscheinlich, vielmehr liegt ihre Funktion darin, als ein elastisches Stützgewebe zu dienen für die überaus zahlreichen Drüsenzellen. Mehrmals habe ich gesehen, daß die Entleerung dieser Drüsenzellen sehr plötzlich zu stande kommt. Das Sekret lag dann in der Mantelhöhle angehäuft, während die Drüsenzellen ganz leer waren und nur als sehr zarte Membranen bestehen blieben. Wären die Bindegewebszellen nicht da, so würde nach der Entleerung die Drüsenzone sehr leicht zerrissen werden.

Der Pavillon.

Die äußere Form des Pavillons oder der häutigen Hohlkehle, wie sie von Plate benannt wurde, ist von Lacaze-Duthiers (4, p. 324) aufs genaueste beschrieben worden. Seither hat Léon (5) eine ausführliche histologische Beschreibung gegeben, der ich aber nicht in allen Punkten beistimmen kann.

Das Hinterende von Dentalium[1]), das auf einem Querschnitt nur die paarigen Rückenmuskeln, die Gonade und eine Fortsetzung

1) Ich habe mich bei der Beschreibung immer an die von Lacaze-Duthiers angewandte Orientierung des Tieres gehalten, worin auch Plate ihm nachgefolgt ist. Die große Mantelöffnung wird als vorn bezeichnet, die kleine als hinten, die konkave Körperfläche als dorsal, die konvexe als ventral.

der Mantelhöhle enthält, verschmälert sich allmählich, bis es sich plötzlich erweitert und den sogenannten Ringwulst bildet, welcher an der Basis des Pavillons liegt. Es ist das die Stelle, wo sich die Rückenmuskeln an der Schale anheften, und überhaupt die einzige Stelle, wo das Tier an der Schale befestigt ist. Auf einem Längsschnitt (Fig. 1) durch den Ringwulst ist das Haftepithel deutlich erkennbar, das sich ziemlich plötzlich von dem gewöhnlichen Körper resp. Mantelepithel abgrenzt. Die Kerne desselben sind groß und hell und stehen schräg auf der Fläche des Wulstes. Das Protoplasma färbt sich immer intensiv und den Muskelfasern auffallend gleich. So werden die Zellen, ausgenommen die Kerne, die hell bleiben, in Eisen-Hämatoxylin tiefschwarz, während sie in pikrinsaurem Fuchsin gelbe Farbe annehmen.

Die Mantelhöhle mündet durch die Mitte des Wulstes nach außen. Sie hat hier eine sichelförmige Gestalt, und ihre Ausmündungsstelle liegt nicht in der Verlängerung der Mantelhöhle selbst, sondern mehr dorsalwärts, wie auf Fig. 1 ersichtlich ist. Sie teilt den Ringwulst dadurch in 2 halbmondförmige Klappen, von welchen die ventrale etwas mehr nach hinten resp. nach oben liegt. Auf der dorsalen Seite erhebt sich nach hinten zu der eigentliche Pavillon. Eine Ringfurche (Fig. 1 *h*) zeichnet ihn deutlich vom Wulste ab. Diese Ringfurche, die schon von Lacaze-Duthiers erwähnt worden ist, liegt an der Stelle, wo das Haftepithel (Fig. 1 *i*) der Rückenmuskeln plötzlich aufhört und in das äußerst feine und zarte äußerliche Epithel des Pavillons übergeht. Der Pavillon ist mit einem Eßlöffel oder richtiger mit einer Schaufel verglichen worden. Fig. 1 zeigt das Hinterende von Dentalium auf einem Medianschnitt. Wäre der sagittale Schnitt etwas mehr lateral ausgefallen, so würde man auch auf der Ventralseite den Pavillon im Längsschnitt zu sehen bekommen.

Was den histologischen Bau des Pavillons betrifft, so ist darüber folgendes zu sagen.

In dem Wulste liegt ein zirkulärer Blutsinus[1]), der einerseits mit der untern Mantelgefäßbahn, anderseits mit dem dorsal gelegenen Sinus genitalis in Verbindung steht. (Fig. 1 und 2). Aus

1) Auch die Bezeichnungen Sinus, Gefäße und Lakunen werden hier im Sinne Lacaze-Duthiers' angewendet. Sie geben nur Verschiedenheiten der Größe und Gestalt an, nicht aber Unterschiede hinsichtlich der Natur ihrer Wandungen.

ihm nimmt eine Gefäßbahn ihren Ursprung, die in der dorsalen Mittellinie des Pavillons verläuft (Fig. 2 *k*).

Der Pavillon wird von 2 kräftigen Nerven versorgt (Fig. 1 und 2 *g*), die aus dem Visceralganglion herstammen. Diese beiden Stämme sind in dem Hinterende des Tieres, das die Gonade enthält, äußerst schwer zu verfolgen. In dem Wulste werden sie aber deutlich sichtbar und enthalten mehrere Ganglienzellen, an einer Stelle sogar so viele, daß man von einer gangliösen Anschwellung reden könnte. Sie verlaufen weiter als 2 sehr dicke Stränge mit zahlreichen Verzweigungen, rechts und links im Pavillon. Wegen der starken Kontraktion, in der man den Pavillon fast immer bekommt, haben die Nerven sich buchtig gewunden und schlängeln sich zwischen den Trabekeln des Bindegewebes. Sie erschweren hierdurch das Verständnis des histologischen Bildes bedeutend, das auch sonst wegen der starken Kontraktion der Gewebe nicht leicht aufzuklären ist. Sehr schön kann man in diesen kontrahierten Nerven die Kerne der Nervenfibrillen wahrnehmen, deren Vorhandensein PLATE gegen FOL verfochten hat. Hier und da liegen Ganglienzellen zwischen den Fibrillen.

Die Muskulatur ist von LÉON (5) richtig dargestellt worden. Daß auf dem Querschnitt (Fig. 2 *n*) außer den dorsalen und ventralen subepithelialen Längsfasern auch einige in anderer Richtung gezeichnet sind, kommt daher, daß der Schnitt in der Nähe der Basis liegt und dadurch schon einzelne Fasern des Wulstes getroffen worden sind.

Das Epithelium der Innenfläche hat sich auch infolge der Kontraktion in zahlreiche Falten gelegt. Auf einem Längsschnitt (Fig. 1) erscheinen die Falten als ebensoviele Epithelzotten. Diese Zotten sind so klein, daß höchstens 5—6 Epithelzellen an ihrem Aufbau teilnehmen. Die Epithelzellen sind niedrig, weniger hoch als breit, mit rundlichen, hie und da ovalen Kernen. Die nach außen gekehrte Seite der Zellen ist fein granuliert. Ob das Pigment ist, wie LÉON behauptet, kann ich nicht mit Sicherheit sagen.

Das Epithelium der Außenseite ist ein sehr feines Cylinderepithel; die Zellen sind zahlreich und sehr klein im Vergleich mit den übrigen Zellen des Pavillons. Sie haben sich nicht wie die der Innenfläche in Falten gelegt, doch ist die Oberfläche an vielen Stellen gerunzelt. LÉON hat sowohl in dem Epithel der Innenals der Außenseite das Vorkommen von Becherzellen erwähnt. Ich glaube das aber in Zweifel ziehen zu müssen. Auf einem Quer-

schnitt (Fig. 2) zeigt das innere Epithel ein äußerst konfuses Bild von Epithelzellen, die in allen Richtungen durchgeschnitten sind. Ziemlich oft trifft man die Ausführungsgänge der Schleimzellen, die im Bindegewebe liegen; aber von Becherzellen fand ich hier ebenso wie in der Außenseite nie eine Spur.

Das Bindegewebe, das sich zwischen den beiden Epithelschichten ausspannt, scheint mir ein typisches Molluskenbindegewebe zu sein, wie es von FLEMMING (1, p. 463) zuerst richtig beschrieben worden ist. Er beschreibt es folgendermaßen: „Es ist ein Netz zarter, stellenweise selbst linienartig dünner Bälkchen, in oder an deren Knotenpunkten hie und da Kerne mit wenig Protoplasma liegen; in jedem Maschenraum aber, und meist ihn ganz ausfüllend, steckt eine große blasse Zelle mit kleinem Kern". Weiter sagt er, daß das Hautgewebe der Cephalophoren unter denselben Typus fällt — daß aber die Maschenräume des Netzes sich ausgeweitet haben zu großen Schleimdrüsenzellen. Diese letzte Beschreibung zeigt die meiste Uebereinstimmung mit dem Zustande, wie er bei Dentalium angetroffen wird, — nur mit einigen Einschränkungen. Durch die schmale, lamellenartige Ausbildung des Pavillons ist zwischen den beiden Muskelschichten nur Platz für eine Reihe nebeneinander liegender Bindegewebsmaschen. Die darin befindlichen Schleimdrüsenzellen (Fig. 1—2) münden alle nach außen, und da es hier keine tiefer liegende Schicht von Bindegewebe mehr gibt, stehen auch keine tiefer liegenden Schleimdrüsenzellen mit ihnen in Kommunikation, wie das nach FLEMMING bei Cephalophoren der Fall ist. Daß die nebeneinander liegenden Schleimdrüsenzellen miteinander kommunizieren, scheint mir nach aufmerksamer Beobachtung nicht der Fall zu sein. Wohl findet man an schlecht erhaltenen Präparaten den Zellinhalt verflossen, und kommunizieren die Zellen dann scheinbar untereinander; doch an gut konservierten sind sie durch deutliche Konturen voneinander geschieden. Andere Schleimmassen als diese infolge der ungenügenden Konservierung auftretenden habe ich im Bindegewebe nicht angetroffen. Es sei darum an dieser Stelle schon erwähnt, daß ich nicht im stande bin, die von LÉON gemachte Beobachtung, nach welcher es Schleimmassen gibt, die den von RAWITZ an Arca diluvium beschriebenen entsprechen würden, zu bestätigen.

Ueber die Art und Weise der Ausmündungen der Schleimdrüsenzellen habe ich leider nicht ganz ins klare kommen können. Die Mündungsschläuche sind immer deutlich wahrzunehmen. Ich

konnte aber nicht mit Sicherheit feststellen, ob die Schläuche interepitheliale Lücken oder Fortsetzungen der Drüsen selbst sind. Sind die Schleimdrüsenzellen von Dentalium identisch mit den von FLEMMING beschriebenen, dann sollten sie in Becherzellen übergehen — was ich nie gesehen habe. Sind aber die Ausmündungsschläuche Fortsetzungen der Zelle selbst, so könnte man die Schleimdrüsenzellen von Dentalium mit den Ausmündungszellen der FLEMMINGschen Schleimdrüsen vergleichen. Ich tue das aber besser nicht, weil FLEMMING diese Zellen als Becherzellen, d. h. als epithelartige Gebilde auffaßt, während ich an der bindegewebigen Natur der Schleimdrüsen von Dentalium festhalte. Verstehe ich die Bemerkungen von RAWITZ (8, p. 473) recht, so nimmt dieser Forscher die Zusammengehörigkeit der Schleimdrüsenzelle mit der Becherzelle (daß also die erste in die letzte ausmünden würde) nicht als allgemeine Regel bei den Acephalen an. In welcher Weise der genannte Forscher sich dann aber vorstellt, daß die Schleimdrüsenzellen nach außen münden — ja ob sie überhaupt nach außen münden, ist mir nicht klar geworden.

Daß die nach außen mündenden Schleimdrüsenzellen von Dentalium bindegewebiger Natur sind, glaube ich um so mehr verteidigen zu können, weil auch an anderen Stellen des Körpers von Dentalium, die ich nachher beschreiben werde (Anus und Subradularorgan), sich Bindegewebselemente innerhalb des Epithels lagern können. Außer den Schleimzellen kommen noch zwei Arten von einzelligen Drüsen im Pavillon vor. Die eine Art besteht aus birnförmigen Drüsen (Fig. 1—2 *e*), die sehr oft in zwei longitudinalen Reihen rechts und links von der medianen Blutgefäßbahn liegen. Das ist aber nicht immer der Fall, sondern mehrmals findet man sie über den ganzen Querschnitt verbreitet. Es scheint aber, daß ihr ganzes Vorkommen starken Variationen unterliegt, denn bei manchen Exemplaren waren sie massenhaft vorhanden, während sie in anderen schwer nachzuweisen waren. Sie sind ein wenig größer und regelmäßiger von Form als die Schleimzellen. Mit Safranin färben sie sich intensiv rot, und der Inhalt scheint leicht granuliert; in pikrinsaurem Fuchsin werden sie glänzend homogen gelb; am schönsten sind sie aber in mit Eisen-Hämatoxylin gefärbten Präparaten zu sehen. Sie werden dann tiefschwarz, einzelne mit deutlichem Kern, und unterscheiden sich scharf von den blassen Schleimdrüsenzellen.

Die zweite Art (Fig. 1 *o*) liegt in dem ventralen Abschnitt des Wulstes. Ihre Lage wurde zuerst von FOL (2) richtig dargestellt.

Er beschreibt sie folgendermaßen; „Elles (die Drüsen) débouchent ici pêle-mêle dans une zone assez étroite. Sur une coupe longitudinale elles forment un éventail, le fond des glandes représentant la partie étalée, leurs canaux excréteurs, la partie d'éventail qu'on tient à la main.“ Um diese Beschreibung mit der Figur 1 übereinstimmen zu lassen, muß man sich vorstellen, daß sich die Rinne zu einer engen Spalte verschmälert hat, wie das der Fall ist, wenn die Mantelhöhle in breiter Kommunikation mit der Außenwelt steht. FOL scheint aber der Meinung zu sein, daß hier zwei Drüsensorten nebeneinander vorkommen, beide vergleichbar mit denen, welche im vorderen Mantelwulst angetroffen werden. Ich habe immer nur eine Art von Drüsen an dieser Stelle gefunden, und zwar nur solche, die eine Aehnlichkeit mit den keulenförmigen Drüsen aus dem vorderen Mantelwulst zeigen. Auch LÉON (5) beschreibt nur das Vorkommen dieser einen Art.

An der nach innen gekehrten Seite dieser Drüsenzone liegt eine Reihe von hohen Epithelzellen; sie umgeben in einem Halbkreis die Einführungsöffnung der Mantelhöhle an der Ventralseite. Im Querschnitt besteht diese Zone aus ungefähr 7 oder 8 Zellen, die sich kuppelförmig nach außen wölben (Fig. 1 *p*). Sie haben eine deutliche Cuticula und tragen ein kurzes, starkes Wimperkleid. Die Kerne sind groß und zeigen ein gut differenziertes, zentral gelagertes Kernkörperchen. LACAZE-DUTHIERS fand beim Embryo auf den halbmondförmigen Klappen eine Anhäufung von großen Cilien oder, wie er sagt, vielmehr Geißeln, die einen starken Wasserstrom von hinten nach vorn bewirken. Er sprach die Vermutung aus, daß beim erwachsenen Tiere diese Gebilde auch noch vorkommen. Die soeben erwähnte Wimperepithelzone könnte somit ein letzter Rest dieses embryonalen Cilienkleides sein. Ihre Funktion scheint mir aber nicht mehr mit der Bewegung des Wassers zusammenzuhängen, sondern vielmehr der Natur eines Sinnesorganes zu entsprechen.

Die Verdauungsorgane.

Ueber die Muskulatur der Darmwand herrschen zwei verschiedene Ansichten. Nach FOLS Angabe ist der ganze Darm von dem Munde bis zum After von einer strukturlosen, elastischen Membran eingehüllt; an einzelnen Stellen nur begleiten Muskel-

bündel das Darmrohr und verbinden die Darmschlingen untereinander. Nach PLATE folgt auf das Epithel eine dünne Schicht von Ringfasern, die er für Muskeln hält. Ich kann ihm darin völlig beipflichten. Unter den Darmepithelzellen liegen in kurzen Abständen voneinander sehr platte Kerne, zwischen denen sich eine scheinbar strukturlose Membran ausspannt. In typischen Muskelreagentien, wie pikrinsaurem Fuchsin und Eisen-Hämatoxylin wies diese Membran eine deutlich fibrilläre Struktur auf. Wir haben es hier also gewiß mit kontraktilen Ringfasern zu tun. Im übrigen schließe ich mich der Beschreibung FOLS an.

Das Subradularorgan wurde zuerst als solches durch THIELE (11) erkannt, indem er dasselbe mit dem Subradularorgan der Chitonen verglich. Genannter Forscher beschreibt es als ein 33 μ hohes Flimmerepithel, das aus Sinnes- und Stützzellen besteht und unter welchem sich Ganglienzellen ausbreiten. Weiter erwähnt er das Vorkommen von großen Schleimzellen in der Umgebung des Sinnesepithels. PLATE (7) gibt eine Ergänzung, indem er von einem zweihügeligen Sinnesorgan spricht, wovon jeder Hügel einer schmalen Falte aufsitzt. Näheres über die Natur des Sinnesepithels erwähnt er nicht. Zwischen diesen beiden Hügeln findet sich aber ein Geschmacksbecher (Fig. 3 *v*). Es gibt nur einen, er ist aber ziemlich groß und bildet daher doch eine bedeutende Sinnesfläche. Da ich die Zellen nicht isoliert habe, so kann ich nichts über die Natur der einzelnen Zellen sagen; doch scheint es mir, daß dieser Becher außerordentlich viel Uebereinstimmung hat mit dem von BÉLA HALLER (3) an Chiton beschriebenen, und glaube ich, daß, was er über die Natur der beiden ihn aufbauenden Elemente, Sinneszellen und Stützzellen, sagt, auch ganz auf Dentalium bezogen werden kann. Die beiden Hügel sind also als Folge der Vertiefung des Geschmacksbechers aufzufassen. Daß die Hügel Falten aufsitzen, ist ganz richtig; aber diese Falten überragen die Hügel seitlich und auch etwas von hinten, so daß man sagen kann, daß der sinnesepitheltragende Abschnitt des Subradularorganes in einer Art napfförmigen Hervorwölbung der Pharynxwandung liegt. Der Napf wäre dann nach der vorderen, der Mundöffnung zugekehrten Seite mehr offen.

In dieser napfförmigen Hervorwölbung werden die von THIELE erwähnten großen Schleimzellen hauptsächlich angetroffen. Diese Zellen (Fig. 3 *m* und 4 *m*) sind kreisrund und erscheinen an vielen Präparaten als helle Gebilde. Ihr Kern liegt meist zentral und färbt sich intensiv. Sie sind äußerst zahlreich vorhanden und liegen

in Klümpchen, öfters auch in Reihen beieinander. Am auffallendsten ist aber, daß diese Zellen offenbar nach außen wandern oder sich zwischen den Epithelzellen der Falten lagern und von da aus ihr Sekret in den Pharynx ausfließen lassen. Man sieht in dem Pharynx auch wohl Sekretmassen liegen, die noch die Form der Zelle beibehalten haben und im Begriffe sind sich zu verflüssigen. Ich halte es daher für wahrscheinlich, daß die ganze Zelle sich verflüssigt und dabei zu Grunde geht.

Rawitz (8, III. Teil, p. 30) hat derartige Zellen im Sipho von Cardium edule gesehen, und seine Beschreibung stimmt ziemlich genau mit dem Befunde bei Dentalium. Nur verhält sich das Protoplasma der Zellen etwas anders. Solange die Zellen noch nicht ihre Wanderung angefangen haben, ist das Protoplasma homogen und enthält nur hie und da einige Körnchen. Die erste Veränderung, die an ihnen merkbar wird, ist eine Granulierung, die immer stärker wird, je weiter die Zellen durch das Epithel rücken (Fig. 4). Der Kern ist in dem letzten Stadium verschwunden, wie das auch Rawitz von Cardium edule angibt. Dieser Vorgang ist an Präparaten, die mit Boraxkarmin, Hämatoxylin, Safranin, Eosin oder mit pikrinsaurem Fuchsin gefärbt worden sind, zu beobachten. Weitaus am schönsten reagiert der Zellinhalt aber auf Erythrosin, so daß man alle Uebergangsstufen deutlich wahrnehmen kann. Auf diese Zellen habe ich hingewiesen bei der Beschreibung der Schleimdrüsenzellen im Bindegewebe des Pavillons. Es sei hier noch gesagt, daß Rawitz diese beiden Arten von Schleimdrüsenzellen für identisch hält.

Enddarm. Die regelmäßigen Schluckbewegungen, welche Lacaze-Duthiers an dem Enddarm auftreten sah, brachten ihn dazu, diesem Teil eine respiratorische Funktion zuzuschreiben. Er faßt den erweiterten Endabschnitt mit der Rektaldrüse und der Oeffnung nach außen als Kloake auf, während der eigentliche Anus mehr nach hinten, ungefähr an der Einmündungsstelle der letztgenannten Drüse liegen würde. Das eingesogene Wasser würde dann zum Teil der Atmung dienen, zum anderen Teil würde es sich durch die Wandung der Kloake und vielleicht auch der Rektaldrüse in den Perianalsinus pressen und einen Flüssigkeitsersatz für das durch die Wasserporen ausgeströmte Blut liefern. Hinsichtlich dieser Hypothese haben Fol und Plate sich sehr vorsichtig ausgesprochen. Beide verwerfen die Möglichkeit, daß Wasser auf diese Weise dem Organismus zugeführt werden könnte, scheinen aber geneigt zu sein, der Kloake eine respiratorische Rolle

zuzuschreiben. Auf ihre Angaben sich stützend, spricht auch SIMROTH (10) sich in diesem Sinne aus, indem er für den Namen „Rektaldrüse“ die Bezeichnung „Wasserlunge“ vorschlägt, d. h. also ein Organ annimmt, das zur Atmung dient.

Ich muß aber folgendes hierüber bemerken. Die Kloake wurde von LACAZE-DUTHIERS beschrieben als „un large tube à parois minces et transparentes“ (6, p. 273), und einige Seiten weiter fügt er der Beschreibung hinzu, daß zahlreiche Muskeln von ihrer Wand ausstrahlen und sich, indem sie den Perianalsinus durchsetzen, an den umliegenden Geweben anheften. Diese Beschreibung ist nicht ganz richtig, denn man würde daraus den Schluß ziehen, daß die Wandung des Rectums s. Kloake nur aus einer dünnen Reihe von Epithelzellen bestehe, was in Wirklichkeit nicht der Fall ist. Die Wand ist im Gegenteil muskulös. Das Epithel wird nach außen von zahlreichen Bündeln von Ringfasern umgeben, und zwischen denselben liegen in großer Anzahl Bindegewebszellen von genau demselben Typus, wie ich sie in den Falten des Subradularorgans gesehen habe. Auch hier kann man alle Wanderungsstadien sehr schön betrachten. Die meisten dieser wandernden Schleimdrüsenzellen liegen in den beiden proeminierenden Lippen des Anus. Ihr Sekret verflüssigt sich dann in der Mantelhöhle. Nach innen zu, die Wandung des Rectums verfolgend, nimmt ihre Anzahl allmählich ab, aber es gibt dennoch immer noch viele, die in das Rectum nach außen wandern. Aus diesen Gründen kann ich den beiden Forschern FOL und PLATE in ihrer Meinung, daß in der Struktur des Enddarmes sich nichts gegen eine respiratorische Funktion einwenden lasse, nicht beipflichten. Ist auch die Anwesenheit von Muskulatur allein nicht genügend, um den Gasaustausch zwischen dem Einströmungswasser und der Hämolymphe unmöglich zu machen, so macht doch wohl die Anwesenheit einer großen Anzahl von secernierenden Zellen diese Ansicht sehr unwahrscheinlich.

Doch auch die Histologie der Rektaldrüse trägt wenig zur Stütze für die Hypothese bei. PLATES Beschreibung, nach der dieses Organ eine fingerförmig-verzweigte tubulöse Drüse ist, die mit einem einzigen Gang in den Enddarm mündet, kann ich völlig bestätigen. Das Epithel der Schläuche ist nach ihm niedrig, ungefähr kubisch und trägt sehr lange Flimmercilien; über die Funktion dieser Zellen sagt er aber nichts. FOL (2, p. 105) dagegen sagt folgendes: „les cellules épithéliales n'ont pas un caractère glandulaire marqué; d'après le simple examen au microscope, il est

impossible d'indiquer ce que leur sécrétion peut être, ni même d'affirmer que leur fonction soit de sécréter quelque chose.“ Daß die Zellen aber secernierungsfähig sind, geht zweifellos aus meinen Präparaten hervor. Trotz den vielen Manipulationen, welchen die Präparate notwendig unterliegen müssen, bevor man sie mikroskopisch betrachten kann, sieht man in dem Lumen der Schläuche zwischen den langen Cilien und auch den Epithelzellen aufsitzend schöne, gut erhaltene Vakuolen (Fig. 5 *a*). Diese Vakuolen bestehen aus einer klaren Flüssigkeit, sind ungefähr so groß wie die Epithelzellen selbst und enthalten äußerst kleine, schwarze, unregelmäßige Körnchen, die sehr oft der Peripherie der Vakuole angelagert sind. Die Vakuolen waren nicht auf allen Präparaten wahrzunehmen; waren sie nicht vorhanden, so sah man doch immer die schwarzen Körnchen durch das ganze Organ zerstreut liegen. Es schien mir, daß alle Epithelzellen ohne Ausnahme diese Vakuolen hervorbringen können. Zellen mit äußerst langen und schönen Cilien hatten schon in ihrem Innern eine ziemlich große Vakuole; oder es lag die schon ausgetretene Vakuole einer Zelle so nahe, daß man die Zusammengehörigkeit der beiden nicht anzweifeln konnte, wiewohl auch die letztere ihr Cilienkleid behalten hatte. Anderseits findet man große, geplatzte Zellen ohne Cilien, deren Kern verschwunden ist. Das Sekret sammelt sich in den breiteren Schläuchen und ist auf eosingefärbten Präparaten gut zu sehen. Auf einzelnen Schnitten konnte man einen breiten Saum angehäufter Sekretmassen wahrnehmen, der in das Rectum ausfloß und sich in der Richtung des Afters umbog (Fig. 7). Merkwürdig ist, daß ich nie eine Spur von Geschlechtsprodukten in dieser Drüse gefunden habe, während doch sowohl FOL als PLATE sie darin immer antrafen. Ich schreibe das aber der Tatsache zu, daß die von mir untersuchten Exemplare im Dezember und im Februar aufgefischt worden sind und sich daher wahrscheinlich in einer Periode befanden, wo die Geschlechtsprodukte sich nicht nach außen entleerten. Auch in der rechten Niere, in der PLATE sonst viele Eier resp. Spermatozoiden fand, habe ich sie immer vermißt.

Scheint mir also nach dem vorher Gesagten die respiratorische Funktion dieses Organs sehr unwahrscheinlich, so kann ich über seine tatsächliche Bedeutung auch nichts Sicheres aufstellen. Eine Tatsache geht aber aus den Beobachtungen zweifellos hervor, daß nämlich durch die Schluckbewegungen des Rectums Wasser aufgenommen und der Rektaldrüse zugeführt werden kann; durch Verschluß des Afters kann das Wasser einige Zeit festgehalten werden.

Mit Bezug auf diese Tatsache wage ich, eine neue Hypothese über die Funktion dieser Drüse aufzuwerfen. Auf einem Querschnitt von Dentalium durch die Region des Rectums fällt sogleich auf, wie außerordentlich fest der rechte Nierensack sich der Rektaldrüse anschmiegt. Die Drüse wölbt sich gegen den Nierensack, so daß dieser eine entsprechende Einbuchtung erhält. Der Nierensack selber mündet an dieser Stelle durch seinen Porus nach außen, während er an der dorsalen Seite in Kommunikation mit der Geschlechtsdrüse steht (Fig. 7 *h*). Zahlreiche Muskelfasern durchziehen in verschiedener Richtung die Rektaldrüse und heften sich einerseits an der Muscularis des Rectums, anderseits an dem Epithel des Nierensackes an (Fig. 7). Auf Fig. 7 kann man die Beziehungen zwischen Rektaldrüse und rechter Niere deutlich wahrnehmen. Sie ist nur eine Ergänzung zu den Figuren, welche Plate (7, Fig. 20) und Pelseneer (6, Fig. 189—190) gegeben haben. Auf Grund dieser Tatsachen scheint es mir nicht unmöglich, daß die Rektaldrüse eine Rolle bei der Ejakulation der Geschlechtsprodukte spielt.

Durch eine temporäre Aufnahme von Wasser wäre die Möglichkeit gegeben, daß die Drüse an Volumen zunehmen und eine Pression auf den angrenzenden Nierensack ausüben würde. Da ich keine geschlechtsreifen lebenden Exemplare erhalten habe, war es mir nicht möglich, diese Meinung durch Beobachtungen zu bestätigen; doch konnte ich nicht umhin, auf die Möglichkeit der erwähnten Funktion hinzuweisen.

Die Zirkulationsorgane.

Ueber das Zirkulationssystem bleibt mir nur wenig zu sagen übrig.

Das Herz ist äußerst dünn und zart, so daß es mir erst nach vieler Mühe gelungen ist, die Verhältnisse desselben festzustellen. Sie stimmen in jeder Hinsicht mit Plates Angaben überein. Das Pericardium heftet sich zum Teil an das Coecum an, dessen Vorhandensein Pelseneer (6) nachgewiesen hat.

Fols Angabe, daß der Perianalsinus mit einem Endothel bekleidet sei, kann ich nicht bestätigen. Die in der Umgebung des Perianalsinus liegenden Organe sind nach außen von zarten Membranen begrenzt, die bindegewebiger Natur sind und spärliche

runde Kerne aufweisen. Fibrillen sind oft gut zu verfolgen und sehen Muskelfasern sehr ähnlich.

An dieser Stelle sei noch das gelegentliche Vorkommen zahlreicher Redien in den Blutbahnen erwähnt. Ich konnte aber nicht bestimmen, zu welcher Distoma-Art sie gehörten.

Die Exkretionsorgane.

Plate ist von seiner früheren Angabe, daß es eine Kommunikation zwischen der linken und der rechten Niere gebe, zurückgekommen. Auch Pelseneer verneinte die Anwesenheit einer Kommunikation. Meine eigenen Beobachtungen führen zu demselben Ergebnis.

An der dorsalen Seite des Magens, ein wenig nach der rechten Seite, wachsen die Geschlechtsdrüse und die rechte Niere einander entgegen. Die von mir untersuchten Dentalien befanden sich, wie ich oben schon erwähnte, in einer Periode von geschlechtlicher Ruhe. Niere und Geschlechtsdrüse habe ich daher nie miteinander verwachsen angetroffen, wie es Pelseneer (6, Fig. 190) dargestellt hat. Doch war immer deutlich wahrzunehmen, wo die Kommunikation stattfinden würde; denn an dieser Stelle hört plötzlich das hohe Nierenepithel auf und geht über in eine zarte Membran, die hie und da einige ovale Kerne enthält (Fig. 7 *c' h*). Eine Eigentümlichkeit dieser Stelle will ich noch wegen ihres konstanten Auftretens erwähnen. Man sieht nämlich auf kurze Abstände voneinander dichte Knäuel von Zellen (Fig. 7 *i*), die dem membranartigen Abschnitt des Nierensackes anliegen. Ueber ihre Natur kann ich weiter nichts sagen; aber man trifft sie zu konstant an, als daß man ihre Anwesenheit als eine Zufälligkeit ansehen könnte. Wahrscheinlich spielen sie eine Rolle bei dem Eintreten der Geschlechtsreife.

Das Nervensystem.

Durch die Untersuchungen von Plate und Thiele sind wir ziemlich genau über den Bau des Zentralnervensystems unterrichtet. Ueber den Verlauf der peripherischen Nerven beschränkt sich unsere Kenntnis noch hauptsächlich auf die Angaben Lacaze-Duthiers'.

Er unterschied am Gehirn eine vordere und eine hintere Anschwellung, worin wir seither durch PLATE die Cerebral- resp. Pleuralganglien zu erblicken gelernt haben. Von der vorderen Hirnanschwellung, die wir als die paarigen Cerebralganglien ansprechen, läßt LACAZE-DUTHIERS außer den 3 paarigen Konnektitiven (Cerebropleural-, Cerebropedal-, Cerebrobuccal-Konnektiv) noch einen unpaaren Mantelnerv, ein Paar Mantelnerven und ein Paar Tentakelnerven entspringen. Den unpaaren Mantelnerv glaube ich auf einen Irrtum LACAZE-DUTHIERS' zurückführen zu müssen. An der Stelle, wo dieser Nerv nach ihm seinen Ursprung nehmen würde, befindet sich ein kleiner Muskel, den er wahrscheinlich unter Lupenvergrößerung für einen Nerven gehalten hat. Dieser Muskel inseriert sich an der dorsalen Leibeswand, durchzieht die verkürzte Cerebralkommissur, durchbricht das unter dem Gehirn liegende Muskelblatt, um sich sodann in der Falte des Kiefers auszubreiten (Fig. 3—4 *x*). Er gehört also dem Kiefer an und wirkt antagonistisch auf die ventralen Muskeln des Kiefers, die sich an dem Radulapolster anheften (Fig. 3 *q*). Rechts und links von diesem Muskel, an der Basis der beiden Tentakelschilder, verlaufen die paarigen Mantelnerven (Fig. 3—4 *b*). Etwas mehr nach vorn entspringen die Tentakelnerven (Fig. 3 *c' c'*). Es gibt deren an jeder Seite zwei. Beide sind kräftig entwickelt und verzweigen sich sofort reichlich.

Von den Cerebrobuccalkonnektiven gehen jederseits zwei Nerven zum Rüssel. THIELE hat nur ein Paar nachgewiesen. Das zweite Paar nimmt sehr nahe an den Cerebralganglien seinen Ursprung.

Von den vorderen Buccalganglien geht ein Nervenpaar zum Subradularorgan. Die Nerven bilden sogleich ein neues Ganglion (Fig. 4 *o*), das also dem vorderen Buccalganglion dicht anliegt. Nach PLATE treten diese Nerven nicht von den Ganglien, sondern von der Kommissur ab. Das scheint mir nicht der Fall zu sein. Von der hinteren Hirnanschwellung oder den paarigen Pleuralganglien läßt LACAZE-DUTHIERS außer den Pleurovisceralkonnektiven noch ein Paar Mantelnerven entspringen. Diese Beobachtung stimmt mit der meinigen; nur muß das Vorkommen des Pleuropedalkonnektives, das LACAZE-DUTHIERS noch unbekannt war, dazu erwähnt werden. SIMROTHS Vermutung, daß der Ursprung des hier erwähnten Mantelnervs sich auf das Hirn zurückführen lasse, wird also nicht bewahrheitet.

Zusammenfassung der Resultate.

1) Der Fuß ist über seine ganze Oberfläche mit Wimperepithel bekleidet. Es münden einzellige Drüsen darin aus.

2) An der Basis des Mantels liegen eine Anzahl Pigmentflecken. Wo das der Innenseite zugekehrte Mantelepithel sich nach dem vorderen Mantelrande umbiegt, liegt eine Zone von Sinnesepithel.

3) Die zweite Drüsenzone ist mit Wimperepithel bekleidet; zwischen den Epithelzellen münden einzellige Drüsen nach außen, die von großen Bindegewebszellen gestützt werden.

4) Das Epithel des Pavillons ist ein einfach kubisches oder plattes. Es kommen drei Arten von einzelligen Drüsen vor. Eine Art ist mit der FLEMMINGschen Schleimdrüsenzelle zu identifizieren; die beiden anderen sind epithelartiger Natur. Im Ringwulst liegt eine Zone Sinnesepithel. Die Nerven sind äußerst stark verzweigt. Es giebt eine mediane Blutbahn, die mit einem Ringsinus in dem Wulste in Kommunikation steht.

5) Die Darmmuskulatur besteht aus einer dünnen Schicht von Ringfasern. Hier und da treten vereinzelte Muskelbrücken auf, die zum Teil die Darmwand als Muscularis begleiten, zum anderen Teil die Darmschlingen untereinander verbinden.

6) Im Subradularorgan liegt ein Geschmacksbecher. Das Organ sitzt einer napfförmigen Falte auf, welche zahlreiche drüsige Bindegewebszellen enthält, die auch in der Analgegend nachgewiesen wurden und deren Sekret sich in dem Pharynx verflüssigt.

7) PLATES Angaben über das Zirkulationssystem wurden bestätigt. Ein Trematode kommt gelegentlich in den Blutbahnen vor.

8) Die Kommunikation zwischen Geschlechtsdrüsen und Niere muß bei jeder Periode von Geschlechtsreife aufs neue entstehen. In der Gegend, wo die Kommunikation zu stande kommen wird, liegen eigentümliche Anhäufungen von Zellen, über deren Natur bis jetzt nichts weiter bekannt ist.

9) Von den Cerebralganglien entspringen jederseits:

a) das Cerebrobuccalkonnektiv; es giebt zwei Nerven zum Rüssel ab;

b) das Cerebropedalkonnektiv;

c) zwei Tentakelnerven;
d) ein Mantelnerv;
e) das Cerebropleuralkonnektiv;

Von den Pleuralganglien entspringen jederseits:
a) das Cerebropleuralkonnektiv;
b) das Pleuropedalkonnektiv;
c) das Pleurovisceralkonnektiv;
d) ein Mantelnerv.

10) Die Nerven des Subradularorgans stammen direkt aus den vorderen Buccalganglien.

Die vorliegende Arbeit wurde im Zoologischen Laboratorium der Universität zu Zürich zur Erlangung der Doktorwürde angefertigt. Meinem hochverehrten Promotor, Herrn Professor Dr. A. Lang, der mich in gütigster Weise durch Rat und Belehrung unterstützte, bin ich zu tiefstem Dank verpflichtet. Angenehm ist es mir, an dieser Stelle auch Herrn Dr. K. Hescheler, der mir in mikrotechnischer Hinsicht manchen wertvollen Ratschlag erteilte, meinen herzlichen Dank auszusprechen.

Verzeichnis der citierten Litteratur.

1) Flemming, W., Ueber Bindesubstanz und Gefäßwandung im Schwellgewebe der Muscheln. Archiv f. mikr. Anat., Bd. XIII, 1877, p. 818.
2) Fol, H., Sur l'anatomie microscopique du Dentale. Arch. de Zool. expér. et gén., Ser. 2, Tome VII, 1889, p. 91.
3) Haller, B., Die Organisation der Chitonen der Adria. I. Arb. aus d. zool. Inst. Wien, Bd. IV, 1882. II. ibid. Bd. V, 1884, p. 15.
4) Lacaze-Duthiers, H., Histoire de l'organisation et du développement du Dentale. Annales d. Sc. nat., Zoologie, Tome VI, 1856, p. 225 u. 319; Tome VII, 1857, p. 1 u. 171.
5) Léon, N., Zur Histologie des Dentaliummantels. Jenaische Zeitschrift, Bd. XXIX, p. 411.
6) Pelseneer, P., Recherches morphologiques et phylogénétiques sur les Mollusques archaiques, Gand 1898, p. 58.
7) Plate, L., Ueber den Bau und die Verwandtschaftsbeziehungen der Solenoconchen. Zool. Jahrb., Bd. V, 1892, p. 301.
8) Rawitz, B., Der Mantelrand der Acephalen. Erster Teil: Ostreacea. Jenaische Zeitschrift, Bd. XXII, 1888, p. 415. — Zweiter Teil: Arcacea, Mytilacea, Unionacea. Jenaische Zeitschrift, Bd. XXIV, 1890, p. 549. — Dritter Teil: Siphoniata. Jenaische Zeitschrift, Bd. XXVII, 1892, p. 1.
9) Simroth, H., Scaphopoda. Bronns Kl. u. Ordn. d. Tierreichs, Bd. III, 1892—94, p. 356.
10) Bemerkungen über die Morphologie der Scaphopoden. Zeitschr. f. Naturw., Bd. LXVII, 1894, p. 239.
11) Thiele, J., Ueber Sinnesorgane der Seitenlinie und Nervensystem von Mollusken. Zeitschrift f. wissensch. Zool., Bd. XLIX, 1890, p. 385.

Figuren-Erklärung.

Tafel XVII.

Fig. 1. Längsschnitt durch den Pavillon. *D* = dorsale Seite, *V* = ventrale Seite.

Fig. 2. Querschnitt durch den Pavillon.

Für beide Figuren bedeutet: *a* Epithel der Innenseite, *b* Epithel der Außenseite, *c* äußere subepitheliale Muskelschicht, *d* innere subepitheliale Muskelschicht, *e* birnförmige Drüse, *f* Schleimdrüsenzellen, *g* Nerv, *h* Ringfurche, *i* Haftepithel, *k* mediane Blutbahn, *l* Ringsinus, *m* Rückenmuskel, *n* Muskeln des Ringwulstes, *o* keulenförmige Drüse, *p* Sinnesepithelzellen, *r* Mantel, *x* Drüsenrinne.

Tafel XVIII.

Fig. 3. Querschnitt durch Subradularorgan, Gehirn und Kiefer,

Fig. 4. Längsschnitt durch Subradularorgan, Gehirn und Kiefer. *a* Cerebralganglion, *b* Mantelnerv, *cc'* Tentakelnerven, *d* Tentakelschild, *e* äußeres Epithel, *f* Rüssel, *g* Pleuralganglion, *h* Kieferfalte. *i* Kiefer, *k* drüsige Falte am Subradularorgan, *l* Falte der Pharynxwand vor dem Anfang des Radulablindsackes, *m* Wanderschleimzelle, *n* Sinus perilingualis, *o* Subradularganglion, *p* vorderstes Buccalganglion, *q* ventraler Kiefermuskel, *r* Rüsselnerv, *s* Cerebrobuccalkommissur, *t* Radula, *u* Oesophagus, *v* Geschmacksbecher, *w* Subradularorgan, *y* Sinus cerebralis, *z* Muskelblatt, *z'* Muskulatur des Fußes.

Fig. 5. Stück eines Schlauches der Rektaldrüse. *a* Vakuole.

Tafel XIX.

Fig. 6. Längsschnitt durch die innere Drüsenzone des Mantels. *a* Epithelzelle, *b* retortenförmige Drüse, *c* Bindegewebszelle, *d* Mantel, *e* Blutsinus.

Fig. 7. Querschnitt durch Rectum und Rektaldrüse. *a* Rectum, *b* Rektaldrüse, *c* rechter Nierensack, *d* Nierenporus, *e* hinterer Nerv, *f* Stelle in der Nähe des Anus, *g* Rückenmuskel, *h* membranartiger Abschnitt der Niere, *i* Zellknäuel (siehe den Text), *k* hinterer Abschnitt des Oesophagus, *l* Leberblindschlauch, *m* Ringmuskulatur des Rectums, *n* Ausmündungsstelle der Rektaldrüse.

Fig. 8. Längsschnitt durch die Basis des Mantelwulstes. *a* Sinnesepithelzellen, *b* Muskeln, *c* hantelförmige Drüsen.

Beiträge zur Kenntnis einiger Trematoden
(Diplectanum aequans WAGENER und Nemathobothrium molae n. sp.).

Von

Norman Maclaren aus Glasgow.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Jena.)

Hierzu Tafel XX—XXII und 6 Figuren im Text.

Inhaltsübersicht.

Einleitung.

Die beiden Tiere, welche ich in dieser Schrift beschreibe, Diplectanum aequans WAGENER und Nematobothrium molae n. spec., wurden von mir bei einem Aufenthalt an der zoologischen Station in Neapel im Frühjahr des Jahres 1902 ge-

sammelt, als mir dort für einige Wochen der Tisch der British Association zur Verfügung stand. Bei der Kürze meines Aufenthaltes und der Spärlichkeit meines Materials konnte ich die Beobachtungen an den lebenden Tieren nicht so weit verfolgen, wie ich wohl gemocht hatte, denn auch Orthagoriscus molae, der Wirt des Nematobothrium, gehört zu den nicht gerade häufigen Fischen der Bucht, und von den 3 Exemplaren, welche während meines Aufenthaltes in die Station gebracht wurden, war nur einer mit Nematobothrium besetzt.

Die vorliegende Arbeit wurde im zoologischen Institut der Universität Jena ausgeführt. Herrn Prof. Dr. H. E. Ziegler spreche ich meinen besten Dank aus für sein Interesse an meinen Studien, nicht allein bei der vorliegenden Arbeit, sondern bei meinem ganzen Aufenthalt in Jena.

Diplectanum aequans.

Historisches.

Obgleich Diplectanum aequans schon seit dem Jahre 1857 bekannt ist, wurde bis jetzt keine genaue morphologische Beschreibung dieses Wurmes veröffentlicht. Und so oft der Name Diplectanum in der Literatur der Heterocotylea erscheint, findet er sich entweder mit einer mehr oder weniger unrichtigen Diagnose oder selbst ohne Diagnose.

Im Jahre 1858 trennte Diesing die Species Dactylogyrus aequans von Wagener von der Gattung Dactylogyrus ab und vereinigte sie mit der Gattung Tetraonchus in das neue Subgenus Diplectanum, von welchem er folgende Diagnose gab:

> Plectana duo sessilia vel pedicellata. — Piscium marinorum ectoparasita. — Characteres reliqui ignoti.

In dieses Subgenus stellte er die beiden folgenden Arten:

1) Diplectanum aequans.
Plectana sessilia. Habitaculum Labrax lupus: ad branchias (Wagener).

2) Diplectanum pedatum.
Plectana pedicellata. Habitaculum Julis sp.: ad branchias (Wagener).

In demselben Jahre (1858) schrieb Wagener:

„D. aequans (Branch. Labrax lupus) und pedatus (Julis spec. inc.) haben statt einer Schwanzscheibe deren zwei;

die Innenfläche dieser Organe ist mit in konzentrische Kreise gelegten Stäbchen bekleidet. Die beiden Schwanzscheiben sind durch einen 3-gliedrigen Apparat getrennt, dessen äußere Enden die scherenartig gegeneinander beweglichen 2 großen Hakenpaare tragen .... Bei D. aequans und pedatus bildet die Haut am Schwanzende des Leibes Schuppen, wie die Halshaut mancher Distomen.“

Etwas später (1862) gaben P. J. VAN BENEDEN und HESSE eine genauere Beschreibung von Diplectanum aequans aus demselben Wirt (Labrax lupus) und berichteten noch über eine neue Art Diplectanum sciaenae von den Kiemen von Sciaena aquila. Ihre Beschreibung lautet folgendermaßen:

Diplectanum aequans DIESING.

„Le corps est long (0,5 mm) très-mince, fusiforme et atténué à ses deux extrémités. La tête est de grandeur moyenne, portée sur un cou assez long, qui est précédé d'un rostre allongé et rétractile, divisé par une fente très-profonde qui s'avance jusqu'à la partie frontale. Cette région est de forme ovale et présente de chaque côté deux points oculaires très-visibles. L'extrémité antérieure du rostre est munie d'un ou de deux crochets, en forme de griffes servant à assurer son adhérence. Le reste du ver, après s'être élargi au milieu, va en diminuant jusqu'à l'extrémité postérieure, où il s'élargit brusquement pour donner attache de chaque côté à deux griffes, dont l'antérieure, qui est en même temps la plus forte, a son point d'attache bifurqué, et l'autre, qui n'a que la moitié de sa grandeur, est appuyée sur une sorte d'armature ou bordure cornée qui entoure l'orifice d'une ventouse placée dans l'axe du corps. Cette ventouse, creusée dans le parenchyme du corps, est conoïde et sa surface interne est garnie de poils roides, courts et très-gros relativement, rangés symétriquement sur des lignes concentriques et parallèles ..... Le rostre laisse apercevoir en dessous, comme nous l'avons déjà dit, deux griffes de grandeur moyenne et deux ventouses latérales dont les bords sont denticulés; on voit enfin l'ouverture de l'œsophage, qui est plissé et qui peut s'ouvrir ou se contracter à la volonté du ver. Au-dessous de l'œsophage paraît l'intestin, qui se divise en deux branches parallèles, et entre celles-ci paraissent les organes de la génération .....“

Die oben genannten „deux griffes“ können einfach das verhärtete Sekret der Kopfdrüsen gewesen sein, und die Erscheinung von „deux ventouses latérales“ erklärt sich durch den saugnapfähnlichen Gebrauch dieser Organe. Eine verbesserte Technik würde auch gezeigt haben, daß kein hinterer Saugnapf existiert. Diese Bemerkungen gelten auch für ihre Beschreibung von Diplectanum sciaenae.

„Le corps du Diplectanum sciaenae est long (0,5 mm) plat, fusiforme; la tête est distincte et portée sur un col plus

étroit, précédée d'un rostre allongé, arrondi au bout, légèrement divisé par une fente médiane. La partie frontale est un peu bombée en dessus, présentant quatre taches oculaires, dont les deux inférieures sont les plus apparentes. Le reste du corps, après s'être élargi vers le milieu, se rétrécit jusqu'à sa base, où il présente une expansion notable, conformée d'une manière tout autre que dans l'espèce précédente. Cette expansion, élargie comme une trompette, est bordée inférieurement d'une armature assez compliquée qui se compose d'une pièce médiane, ovale et acuminée à ses extrémités, et latéralement de deux tiges qui paraissent de nature cornée et qui sont terminées sur le côté par deux griffes crochues, tournées l'une vers l'autre en forme de porte-mousqueton servant probablement de moyen d'amarrer le corps. Au-dessous et de chaque côté de la fente rostrale, on aperçoit deux sortes de griffes qui servent également à attacher le ver à sa proie. Un peu en dessous sont les deux ventouses orales. Enfin, au bas de l'appareil terminal que nous avons décrit, on aperçoit, par transparence, un appareil cupuliforme composé de tiges très-grêles qui semblent couvertes de nodosités dont nous ne pouvons, pas plus que de l'ensemble, expliquer l'utilité."

Im Jahre 1878 veröffentlichte C. Vogt eine Beschreibung der Genitalorgane von Diplectanum aequans, welche leider ganz ungenau ist. Er beschrieb eine Oeffnung gleich hinter dem Pharynx als „die Kloakenöffnung", welcher Fehler natürlich zu einem komplizierten Mißverständnis führt. Seine „Kloakenöffnung" kann nichts weiter sein als die Uebergangsstelle des Pharynx in den Oesophagus (p. 586).

Im Jahre 1889 beschrieben Parona und Perugia noch zwei Arten, Diplectanum aculeatum und D. echeneis. Das betreffende Journal, in welchem die Beschreibungen veröffentlicht sind, ist nicht leicht zu erhalten, daher will ich die Diagnosen wiederholen.

Diplectanum aculeatum n. sp.

„Corpo allungato, più stretto all' avanti. Margine cefalico interno. Due paia di macchie oculari, le anteriori delle quali più piccole. Bocca posta dietro le macchie oculari, perfettamente rotonda. Apertura genitale a mezzo circa della lunghezza totale del corpo, ed armata da una corona di uncini. Porzione posteriore del corpo e membrana delle ventose caudali sparse da piccoli aculei, numerosissimi. Le ventose aborali sono due molto ampie e l'una all' altra opposta: sono inoltre sostenute da coste chitinose, seriate ad archi ed a pezzi articolati. Membrana, circondante le ventose, ampia, a margine interrotto e portante piccoli uncini salienti e ricurvi. L' armatura è formata da pezzi (4) disposti trasversalmente all' asse

longitudinale del corpo, i quali portano alle loro estremità quattro uncini. Il paio interno è differente in dimensione e nella forma dell' esterno.

Lungh. 1 mm.

Hab.: Branchie della Corvina nigra; Genova.

Diplectanum echeneis?.

Corpo allungato, assottigliato all' avanti ed all' indietro, ore però si allarga nuovamente in una grande appendice membranosa. Due paia di macchie oculari; papille marginali; bocca ovale. Ventose caudali ovali, opposte, sostenute da lamine chitinose disposte in modo da ricordare il pecculiare apparato del pesce remora.

L' espansione membranosa porta nel suo mezzo le predette ventose ed ha margine con spicule salienti. Armatura caudale lunga, formata da pezzi trasversali che sostengono, al loro termine, due uncini sottile.

Lungh. $^1/_2$—1 mm.

Hab.: Branchie degli Sparoidi (Sargus Rondeletii); Genova.

NB. Questa specie si potrebbe riferire al Dactylogyrus echeneis raccolto sulla Chrysophrys aurata da G. Wagener, ma ci riserviamo di risolvere il nostro dubbio con nuovo materiale nel prossimo nostro lavoro più esteso."

Im Jahre 1898 veröffentlicht Stossich eine kurze Diagnose von Diplectanum aequans und D. echeneis, aber ohne Figuren oder anatomische Beschreibung. Seine D. echeneis ist vermutlich synonym mit dem D. echeneis von Parona und Perugia. Ich lasse dieselbe hier folgen.

Diplectanum aequans Wagener.
(Dactylogyrus.)

„Lunghezza 1—4 mm.

Corpo allungato, sottile, fusiforme, assottigliato molto alla parte anteriore. La cloaca genitale di forma triangolare è situata sotto la faringe. Vitellogeni sviluppatissimi estesi in tutto il corpo, tasca del pene quasi sferica, a pareti molto grosse; pene constituito da due filamenti cornei di colore giallo e situati parallelamente all' utero. Nell' animale si sviluppa un solo uovo alla volta, di forma allungata. posteriormente arrotondato e anteriormente prolungato in un lungo filamento.

Comune sulle branchie del Labrax lupus (Trieste).

Diplectanum echeneis Wagener.
(Dactylogyrus.)

Lunghezza $^1/_2$—1 mm.

Corpo allungato, ristretto alle due estremità con papille mar-

ginali e bocca ovale; disco ventrale in forma di grande espansione membranacea, nel mezzo della quale vi sono le ventose ovali opposte e sostenute da lame chitinose, mentre il margine del disco è fornito di aculei salienti. Sulle branchie della Chrysophrys aurata (Trieste)."

Körperform und Lebensweise.

Der kleine, 0,5—1,5 mm lange Wurm (Taf. XX, Fig. 1) hat die Gestalt einer Speerspitze, wobei das Hinterende des Wurmes dem spitzen Ende entspricht. Dorsoventral ist der Körper abgeflacht. Der Kopf trägt keine Tentakeln, aber seine seitlichen Ecken sind sehr beweglich, wie am Kopf von Caryophyllaeus, und besitzen Gruben, in welchen die Ausführungsgänge von Kopfdrüsen sich öffnen. Der Mund befindet sich an der ventralen Oberfläche in kurzem Abstand von dem vorderen Rande. Etwas vor dem Munde liegen an der dorsalen Oberfläche die 4 Augen. Das Tier hat seine größte Breite auf ein Viertel der Länge, vom Vorderende her gerechnet, und verschmälert sich allmählich gegen das Hinterende, wo es eine pfannenähnliche Verbreiterung bildet, an welcher 4 große Haken, 2 auf jeder Seite, angebracht sind. Die Oberfläche des Schwanzendes ist oben und unten besetzt mit je einer schildförmigen Platte, welche zahlreiche, sehr kleine Dornen trägt.

Alle meine Exemplare sind auf den Kiemen von Labrax lupus gefunden, nur 2—4 waren auf jedem Fisch, und nur ein Drittel der Zahl der untersuchten Fische war mit diesen Parasiten behaftet. Die Tiere waren nicht leicht zu finden, da sie nahezu dieselbe Farbe haben wie die Kiemen und zwischen den Kiemenplättchen sitzen, sich seitlich an denselben sehr fest anheftend, mit ihren großen Haken und mit ihren 2 Platten in dieselben eingesenkt und nur manchmal ihren Kopfteil hervorstreckend. Auch sind sie nicht leicht abzulösen, da sie, wenn sie gereizt werden, sich noch mehr befestigen, indem sie sich mittelst des Sekretes der im Kopf und Schwanz gelegenen Kittdrüsen ankleben. Nach der Entfernung von der Kieme leben sie gewöhnlich nicht mehr lange, höchstens 2—3 Tage in gewöhnlichem fließenden Seewasser. Wenn die Würmer von ihren Wohnplätzen weggenommen sind und in Ruhe in einem Uhrglas liegen, biegen sie oft die Ränder des Kopfes ventralwärts gegeneinander, was den Namen Diplectanum erklärt.

Untersuchungsmethode.

Infolge der Undurchsichtigkeit der Gewebe und der im ganzen Körper verstreuten Dotterfollikel kann man am lebenden Tier nicht viel von der Anatomie erkennen. Zur Fixierung wurde heiße (meist kochende) Sublimatlösung oder heiße Pikrinschwefelsäure mit gutem Erfolg benutzt. Sublimat erhält die histologischen Verhältnisse besser, aber heiße Pikrinschwefelsäure tötet die Tiere meist in vollkommen ausgestrecktem Zustande und ist daher vorzuziehen für Totalpräparate. Sublimatlösung mit 3 Proz. Salpetersäure ist auch brauchbar, aber das Essigsäure-Sublimatgemisch gab keine guten Resultate. Die zu Totalpräparaten bestimmten Exemplare kann man gepreßt zwischen Deckgläschen erhärten, dann färben mit Boraxkarmin und entfärben mit angesäuertem Alkohol. Die Schnitte wurden auf dem Objektträger gefärbt mit verschiedenen Färbemitteln, von welchen Hämatoxylin nach DELAFIELD mit Orange G die besten Resultate gab.

Die Figg. 2 und 3 der Taf. XX sind rekonstruiert aus den Schnittserien durch Aufeinanderlegen von Zeichnungen auf Pauspapier, welche mit der Camera lucida gemacht waren. Bei Fig. 2 wurde die Lage der Organe nach einem Totalpräparat eingetragen und die Einzelheiten nach Rekonstruktion ergänzt.

Körperwand. (Fig. 7, 10, Taf. XX.)

Die sehr bewegliche Körperwand ist an der Ventralseite beträchtlich dicker als an der Dorsalseite, aber überall ziemlich dünn und infolge der Kleinheit der Schichten schwer zu untersuchen. 6 Schichten lassen sich in ihr erkennen: Cuticula, Basalmembran, Ringmuskeln, äußere Längsmuskeln, schief verlaufende Muskeln und innere Längsmuskeln. Alle diese Lagen sind nur an der Ventralseite der Körpers mit befriedigender Deutlichkeit zu sehen, am besten an tangentialen Schnitten durch die ventrale Körperwand. Unter Cuticula ist hier diejenige Lage verstanden, welche nach außen auf die Basalmembran folgt. Manche Forscher (z. B. GOTO) unterscheiden bei verwandten Würmern 2 Schichten, eine äußere als Cuticula und eine innere als Subcuticula. Aber diese Unterscheidung ist im vorliegenden Fall in keiner Weise gerechtfertigt. Soweit man die Entwickelung der Cuticula bei manchen Malacocotylea kennt, hat man keinen Grund, 2 Schichten im obigen Sinne als Cuticula und Subcuticula zu unterscheiden, und dasselbe dürfte für die hier vorliegenden Heterocotylea gelten.

Außen ist die Cuticula mit vielen kleinen Zäpfchen besetzt, welche am besten an Fig. 7 zu sehen sind, wo die Haut gespannt ist. Diese sind vielleicht Tastorgane, ähnlich den Tastorganen, welche bei vielen anderen Trematoden beschrieben sind. Aber ich konnte nirgends Nervenstränge herantreten sehen, wie sie MONTICELLI und Andere bei Tristomum und anderen Trematoden beobachtet haben. Die Cuticula zeigt die feinkörnige Struktur und färbt sich stärker an ihrem äußeren Rande als in der Nähe der Basalmembran. Weder Kerne noch Poren sind in derselben zu beobachten.

Die Basalmembran ist eine Schicht von unmeßbarer Feinheit, welche die Cuticula von dem Ektoparenchyn scheidet, in welches die Ringmuskeln eingebettet sind.

Die Ringmuskeln sind außerordentlich schwach entwickelt, auf einem Längsschnitt erscheinen sie nur als eine Reihe von dunklen Punkten in regelmäßigen Abständen unter der Basalmembran angeordnet, aber bei Tangentialschnitten sind die Fasern leicht zu sehen.

Die äußere Längsmuskelschicht enthält 2 oder 3 Fasern in der Dicke und liegt in beträchtlichem Abstand von der Ringmuskellage. An dieselbe schließt sich unmittelbar nach innen hin die dünne Lage der schrägen Muskeln an, welche, auch nur schwach entwickelt, unter der Dorsalseite kaum sichtbar ist. Nach innen von derselben liegt die innere Längsmuskellage, bestehend aus mehreren Faserlagen und so dick wie alle anderen Muskellagen zusammengenommen. Die innere und die äußere Längsmuskelschicht, sowie die schrägen Muskeln sind nicht nur an der Ventralseite stärker als an der Dorsalseite, sondern verdicken sich auch auf beiden Seiten gegen das Hinterende hin, wo sie manchmal auch an Totalpräparaten ganz deutlich zu sehen sind.

Hautdrüsen. (Taf. XX, Fig. 8, 9; Taf. XXI, Fig. 13, 16.)

Nur am Kopf und am Hinterende sind Hautdrüsen vorhanden. Hier aber sind sie sehr groß und auffallend entwickelt.

Am Kopf findet man jederseits eine große Gruppe von Drüsen, welche sich bis in die Gegend des Oesophagus in die Tiefe erstrecken und durch zahlreiche Poren am vorderen und seitlichen Rande des Kopfes münden. Jede einzelne Drüsenzelle ist birnförmig, enthält gewöhnlich einen, manchmal mehrere Kerne. Die Drüsenzellen liegen in unregelmäßigen Gruppen und Zügen, sie

vereinigen sich mit ihren Ausführungsgängen zu mehreren Kanälchen auf jeder Seite des Kopfes, deren längster 0,27 mm lang werden kann. — Aber die Anordnung und Größe der Drüsen ist bei den Exemplaren sehr verschieden und variiert manchmal auch an den beiden Seiten des Kopfes eines Exemplares (Textfig. A). Die birnförmige Gestalt der Drüsenzellen ist auch nicht konstant, manchmal sind mehrere Zellen vereinigt und umschließen eine unregelmäßige Drüsenhöhle. Die Hauptkanäle sind weit und bilden gewissermaßen Behälter für das Sekret, welches sich in ihnen anhäuft, die äußeren Mündungen sind eng und liegen in einer tiefen, deutlich ausgeprägten Grube zwischen der dorsalen und ventralen Oberfläche.

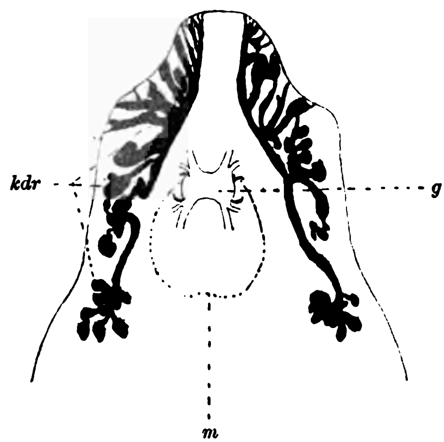


Fig. A. Diplectanum aequans. Kopfende nach einem Totalpräparat gezeichnet. Schema des Gehirns (*g*), durch Schnitte kontrolliert. *kdr* Kopfdrüsen, *m* äußere Kontur des Mundes.

Zwei Arten von Sekret werden von diesen Drüsen abgesondert, 1) eine einfache grobkörnige, klebrige Kittsubstanz, welche wahrscheinlich nur dazu dient, das Tier anzuheften, 2) ein geformtes Sekret, welches, soviel ich erkennen konnte, durch dieselben Zellen gebildet ist und aus kleinen Stäbchen besteht (Rhabditen). Fig. 8 zeigt ein Bündel dieser Stäbchen in ihrer natürlichen Lage in einem Ausführungsgang. Diese Stäbchen sind auf Längsschnitten besser zu sehen als auf Querschnitten, wo sie nur durch etwas stärkere Färbung von den Körnchen der Kittsubstanz zu unterscheiden sind.

Die Stäbchen selbst zeigen eine zentrale Achse aus körniger Substanz, welche von einer klaren Hüllschicht eingeschlossen ist. Auf Fig. 8 erscheinen sie ziemlich geradegestreckt, aber sie sind gewöhnlich gekrümmt und in Schleifen gebogen. Sie entsprechen offenbar den Rhammiten von Graff. Dieser Forscher hat 3 Arten von Rhabditen unterschieden (Monographie der Turbellarien, II. Tricladida Terricola, p. 55) als Rhabditen (im engeren Sinne), Rhammiten und Chondrocysten. Von den

Rhammiten sagt er: „Die Rhammiten sind durch ihre, die Höhe der Epithelzellen oft nur mehr als das Doppelte übertreffende Länge und in ganzer Länge gleich bleibende geringe Breite, sowie feine Zuspitzung an ihren Enden ausgezeichnet. Je länger sie sind, desto auffallender ist die Art, wie sie innerhalb des Epithels Platz finden: geschlängelt, in Schleifen gelegt, spiralig eingerollt, hufeisenförmig oder sonst wie verkümmt (Taf. XXXIX, Fig. 7 und 8). Auch hier ist für die kräftigeren (dickeren) Formen die Scheidung in eine körnige Marksubstanz und eine homogene Außenschicht nachzuweisen . . . .“

Die Rhammiten in den Subepithelialzellen in seinen Figg. 7 und 8 (von Bipalium ephippium) scheinen auffallend ähnlich mit denen von Diplectanum zu sein. Soviel ich weiß, ist solch ein geformtes Sekret für keinen anderen erwachsenen Trematoden beschrieben, obgleich eine ähnliche Erscheinung längst bekannt ist bei gewissen Temnocephala, was Wacke neulich (1902) genauer beschrieben hat. Er schreibt: „In der Höhe des Pharynx und auch noch etwas tiefer beobachtete ich bei T. novaezelandiae an beiden Seiten je 2 große, vielzellige schokoladebraun gefärbte Drüsen, mit zahlreichen großen, blau tingierten Kernen, welche ein stäbchenartiges, Kommabazillen vergleichbares Sekret liefern, . . .“

Wenn wir das weitverbreitete Vorkommen der Rhabditenbildungen irgendwelcher Form bei den Turbellarien in Betracht ziehen, so ist es klar, daß ihrem Vorkommen bei Diplectanum und Temnocephala auch eine phylogenetische Bedeutung zukommt.

Schwanzdrüsen. Die Schwanzdrüsen liegen am Hinterende zwischen den beiden bezahnten Platten. Gewöhnlich sind 2 Paare von Drüsen vorhanden, eines hinter dem anderen gelegen, aber diese Zahl kann schwanken. Fig. 9, welche nach einem mit schwachem Alkohol macerierten Exemplar gezeichnet ist, gibt ihre Lage sehr gut an, die einzelnen Drüsenzellen sind beträchtlich größer als bei den Kopfdrüsen und besitzen gewöhnlich 2 oder mehr getrennte Kerne. Bei Fig. 9 sind die Kerne verlagert infolge des Macerationsprozesses. Auf Schnitten findet man die Kerne nahe an der Zellwand, während die Mitte der Zelle von dem kernigen Sekret erfüllt ist. Jede Drüse öffnet sich nach hinten durch einen besonderen Gang, welcher unter den Schleifen der großen Chitinspange mündet. Rhabditen fehlen offenbar bei diesen Drüsen, deren Sekret grobkörnig und wahrscheinlich von gleicher Art wie die Kittsubstanz der Kopfdrüsen ist. Wenn der Wurm

lebend in ein Uhrglas gebracht wird, entleert er eine Menge des Sekretes, offenbar in dem Bestreben, sich am Boden anzuheften.

Während diese großen Schwanzdrüsen eine Besonderheit von Diplectanum sind, kommen Kopfdrüsen bei vielen Heterocotylea und einigen Malacocotylea vor. Gewöhnlich sind sie als einfache Becherzellen vorhanden, aber bei allen Gyrodactylidae sind sie groß und verzweigt wie bei Diplectanum, allerdings bei Amphibdella beträchtlich kleiner. Die beiden nahestehenden Formen Fridericianella (Brandes) und Dionchus (Goto) sind auch bemerkenswert durch die große Entwickelung der Drüsenzellen. Außer den Kopfdrüsen hat Fridericianella zahlreiche Drüsen auf ihren „Seitenwülsten“ (Brandes). Von Dionchus Agassizi schreibt Goto: „In connection with the suckar there are numerous glands in the posterior part of the body . . . . Along the antero-lateral borders of the body there are openings of numerous mucous glands . . . . The cell-bodies lie at some distance from the external margin of the body . . . . The ducts are very long and open on the ventral side of the body close to the margin.“

Die Kopfdrüsen von Temnocephala novae-zelandiae scheinen ähnlich denjenigen von Diplectanum zu sein, sowohl hinsichtlich des Rhabditensekretes als auch hinsichtlich der großen Ausdehnung. Wacke schreibt: „Die Ausführgänge dieser eigentümlichen Drüsen erreichen eine ganz beträchtliche Länge, da sie nach den Tentakeln führen, woselbst sie lateral und ventral ausmünden.“

Den einzigen Fall von einer solchen Ausdehnung der Kopfdrüsen unter den Malacocotylea bildet meines Wissens Monostomum lacteum Jägersk.

Haftorgane. (Taf. XX, Fig. 6, 9, 12; Taf. XXI, Fig. 13.)

Außer den Kopf- und Schwanzdrüsen, welche, wie gesagt, auch zur Anheftung dienen, kommen, wie bei anderen Gyrodactyliden, Haken am hinteren Ende vor, und ist der Hakenapparat bei Diplectanum besonders gut ausgebildet. Die schon erwähnten, mit Dornen besetzten Platten sind verhärtete, schildartige Teile der Cuticula an der ventralen und dorsalen Oberfläche des flachen Schwanzendes. Auf ihnen sind sehr zahlreiche kleine Dornen in regelmäßigen Reihen angeordnet. Die Gestalt der Platten ist aus Textfig. B zu ersehen, dieselben sind gewöhnlich

etwas breiter als lang, größte Breite 0,15 mm, Länge 0,13 mm. Die Platten können leicht abgerissen werden, wenn der Wurm gewaltsam von seinem Ruheplatz entfernt wird. — Um sie vollständig zu erkennen, ist es daher notwendig, das Tier in seiner natürlichen Lage zu töten und Schnitte zu machen. — Fig. 13 stellt ein solches Schnittbild dar. Jeder Dorn ist hakenförmig und hat eine einfache ungeteilte Wurzel, welche ungefähr ebenso lang ist wie der freie Teil des Dornes, ganz ähnlich wie bei den Haken der Acanthocephala. Bei Fig. 13 sind die meisten Dornen an der Platte nur durch die Spitze ihrer Wurzeln befestigt, indem sie zum Teil losgerissen wurden bei den Bewegungen des Tieres, als es getötet wurde.

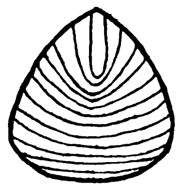


Fig. B. Schema einer der mit Dornen besetzten Platten.

Vier große Haken findet man, zwei auf jeder Seite der mittleren Dornenplatten, mit umgebogenen Spitzen. Sie sind an ihrer Basis verbunden durch einen einfachen, dicken Chitinstab, welcher in der Mitte ein Gelenk hat und an den Enden schlingenförmig umgebogen ist und so die Basis der beiden Haken faßt, wie Fig. 9 zeigt. Diese Haken (Fig. 6) messen 0,06 mm in der Länge (ohne die umgebogene Spitze). Sie können sich bewegen innerhalb der Schleifen der Chitinspange, so daß die Haken manchmal nach der Ventralseite, manchmal nach der Dorsalseite gerichtet sind, wobei die gabelige Wurzel immer innerhalb der Chitinschleife bleibt. Die Chitinspange (Fig. 12) hat eine Länge von 0,22 mm, das schlingenförmige Ende mißt 0,7 mm. Sie ist dorso-ventral abgeflacht. — In Totalpräparaten hat es manchmal den Anschein, wie wenn sie doppelt wäre. Ein sehr kleiner Hohlraum befindet sich in ihrem Innern (Fig. 13) mit einem schwarz gefärbten, körnigen Inhalt, welcher vielleicht ein Rest der Zelle ist, die die Spange erzeugte.

Parenchym und dorso-ventrale Muskeln.
(Taf. XXI, Fig. 13, 16, 20.)

Von dem Parenchym von Diplectanum kann ich nur sehr wenig sagen. Infolge der großen Entwickelung der Drüsen des Dotterstockes und anderer Organe ist es nirgends in erheblicher Masse entwickelt. Es ist ein lockeres, schwammiges Gewebe, welches die Hohlräume zwischen den Organen erfüllt, sehr un-

ähnlich dem festen faserigen Parenchym von Tristomum molae. — Aber es ist bekannt, daß das Parenchym unter den Trematoden in sehr verschiedenartiger Weise entwickelt ist. Eine Scheidung von Ekto- und Endoparenchym ist kaum möglich, außer vielleicht im Kopf, wo die äußere Lage etwas fester ist. Kerne konnte ich im Parenchym nicht erkennen, mit Ausnahme einiger weniger Kerne unter den Längsmuskelschichten und in der Kopfregion. — Beim ersten Anblick können sehr junge Dotterzellen irrtümlicherweise für Kerne des Parenchyms gehalten werden. In der Nähe der Schwanzdrüsen liegen einige wenige große Kerne, welche ein lockeres, wenig Chromatin enthaltendes Kerngerüst zeigen. Diese Kerne unterscheiden sich durch ihre Größe und ihr Aussehen sehr deutlich von den übrigen Parenchymkernen, welche kleiner sind und einen höheren Gehalt an Chromatin zeigen, das in der Mitte des Kernes oder auf einer Seite angehäuft ist; was die Bedeutung jener großen Kerne ist, ist mir nicht bekannt (vergl. Fig. 13).

Ueberall ist das Parenchym durchsetzt von dorso-ventralen Muskelfasern, welche sich manchmal an ihren Enden verzweigen und bisweilen deutlich röhrenförmig erscheinen. Vielleicht sind alle röhrenförmig, mit einem nur sehr kleinen Protoplasmastreifen in ihrer Mitte, aber infolge der geringen Größe konnte ich mich nicht immer davon überzeugen. Zwei Gruppen von Muskeln sind besonders bemerkenswert infolge ihrer Beziehungen zum Geschlechtsapparat. Sie sind angeheftet an der dorsalen und ventralen Körperwand, hauptsächlich in der Mittellinie, biegen sich aber nach den Seiten aus, so daß sie den Penis, Vas deferens, prostatischen Apparat und Uterus nach Art einer Muskelscheide einschließen, welche offenbar die Muskeln dieser Organe in ihrer Wirkung unterstützt. Fig. 20 zeigt diese Muskeln und die Eindrücke, welche sie bei ihrer Wirkung an der ventralen und dorsalen Oberfläche hervorbringen.

Verdauungsapparat. (Taf. XX, Fig. 4, 5, 11; Taf. XXI, Fig. 20.)

Der Verdauungsapparat besteht aus dem Mund, dem Pharynx, dem Oesophagus und dem Darm. Fig. 4 zeigt einen Schnitt durch den Mund und den Pharynx. Bei Totalpräparaten sieht man die Kontur des Mundes etwas unter und etwas vor derjenigen des Pharynx. Die äußere Oeffnung des Mundes ist ein länglicher Schlitz, sehr veränderlich beim lebenden Tier, in-

dem zahlreiche fingerartige Tentakel vorgestreckt werden können, welche an seinem oberen und unteren Rande befestigt sind. Fig. 5 zeigt das Aussehen des Mundes von der Unterseite; beim lebenden Tier sind diese Tentakel fortwährend in Bewegung und können sich beträchtlich verlängern. Solche Tentakel sind häufig unter den Heterocotylea und kommen auch bei der parasitischen Nemertine Malacobdella vor.

In dem Pharynx sind keine Tentakel vorhanden; zahlreiche einzellige Drüsen mit in die Höhlung sich öffnenden Ausführungsgängen liegen zwischen den radiären Muskeln. Mund und Pharynx sind umschlossen durch eine dünne Lage von Ringmuskeln, welche auf tangentialen Schnitten am besten zu sehen sind (Fig. 11). Starke radiäre Muskeln befinden sich innerhalb der Ringmuskellage des Pharynx, während die entsprechenden Muskeln des Mundes bündelartig in die einzelnen Tentakel hineinlaufen (Fig. 4).

An den Radialmuskeln, besonders an der Basis der Tentakel, liegen einige wenige große Zellen von dem eigentümlichen Aussehen der sogenannten „Myoblasten".

Der Oesophagus (Fig. 4) ist eine kurze, enge Röhre, welche im oberen und hinteren Teile des Pharynx abgeht und sich fast unmittelbar in die zwei Aeste des Darmes gabelt. Die letzteren sind unverzweigt und laufen bis nahe an das Schwanzende, wo sie endigen, ohne sich zu vereinigen. Auf Querschnitten hatte der Darm bei allen untersuchten Exemplaren ein mehr oder weniger viereckiges Aussehen, niemals rund wie bei den meisten anderen Trematoden. Der feinere Bau des Darmes ist schwer zu erkennen. An der Wand können manchmal kleine Kerne bemerkt werden, von wenigem Plasma umgeben. Offenbar ist keine regelmäßige Lage des Epithels vorhanden. Anders bei Gyrodactylus, von welchem Kathariner (1895) schrieb: „Die einzelnen Zellen enthalten an der Basis einen kleinen Kern und in ihrem Protoplasma feine Körnchen."

Am Darm sind keine Muskeln zu finden, wie dies auch bei Gyrodactylus der Fall ist. — Der Oesophagus hat denselben Bau wie der Darm, aber erscheint im Querschnitt oval; Drüsenzellen konnte ich an ihm nicht finden. — Der Darm war gewöhnlich gefüllt mit einer grobkörnigen, in Verdauung begriffenen Masse, deren Bestandteile nicht genau zu erkennen waren. Gewöhnlich waren auch zahlreiche Dotterkörnchen darin vorhanden. In einigen Exemplaren bildeten diese allein den Inhalt des Darmes.

Von der Herkunft dieser Dotterkörnchen wird später bei dem weiblichen Geschlechtsapparat gesprochen werden.

Exkretionsapparat. (Textfig. C.)

Den ganzen Verlauf der Exkretionskanäle habe ich leider nicht vollständig feststellen und die Mündungen nicht finden können. Es verläuft ein Kanal an jeder Seite des Pharynx nach vorn gegen die Kopfspitze. Beide Kanäle treten hier unter Bildung zahlreicher Schlingen zusammen, so wie VOGT dies abgebildet hat.

So viel kann man am lebenden Tier sehen und auf Schnitten bestätigen, aber mehr konnte ich nicht erkennen. Beim lebenden Tier ist der Verlauf des Gefäßes weiter hinten verdeckt durch die große Entwickelung der Dotterstöcke, und auf Schnitten läßt sich die dünne, strukturlose Wand des Kanals nicht mit Sicherheit verfolgen. Wahrscheinlich öffnen sich die Kanäle am Schwanzende wie bei dem verwandten Wurm Amphibdella torpedinis CHAT. nach PARONA und PERUGIA. Aber bei Gyrodactylus öffnen sie sich an beiden Seiten des Pharynx (KATHARINER u. a.).

Schnitte durch das Schwanzende sind gewöhnlich zerrissen infolge der bedornten Platten, und daher konnte eine solche kleine Oeffnung leicht der Beobachtung entgehen.

Nervensystem. (Taf. XXI, Fig. 16; Textfig. A, C.)

Das Gehirn ist ein verhältnismäßig großer ovaler Körper, welcher über dem Mund und unmittelbar vor dem Pharynx liegt. Er ist nicht zu erkennen am lebenden Tier, aber bei Totalpräparaten machen die großen chromatophilen Nervenzellen seinen Umriß einigermaßen sichtbar. Textfig. A zeigt die Gestalt des Gehirnes, rekonstruiert aus einer vollständigen Schnittserie. Auf einem Querschnitt (Fig. 16) sieht man die charakteristische Punktsubstanz und quergetroffene Fibrillen. Aber nur wenige Ganglienzellen sind in die Punktsubstanz eingebettet, während im Umkreis derselben zahlreiche Ganglienzellen in mehr oder weniger regelmäßiger Lage angeordnet sind. Diese Ganglienzellen haben eine längliche Gestalt, sind radiär im Umkreis des Gehirnes gestellt und färben sich mit Hämatoxylin dunkel, gerade wie diejenigen Ganglienzellen, welche im Innern des Gehirnes liegen. Gewöhnlich

gehen von jeder Zelle 2 Fortsätze aus, welche sogleich in der Punktsubstanz verschwinden.

Den Verlauf der peripheren Nerven konnte ich nicht völlig klarlegen. Zwei Paare von Nerven gehen vom vorderen Ende des Gehirnes aus, ein dorsales und ein ventrales Paar. Das ventrale Paar ist das dickere, läuft ventralwärts und lateralwärts und verzweigt sich sehr stark. Das dorsale Paar kommt über

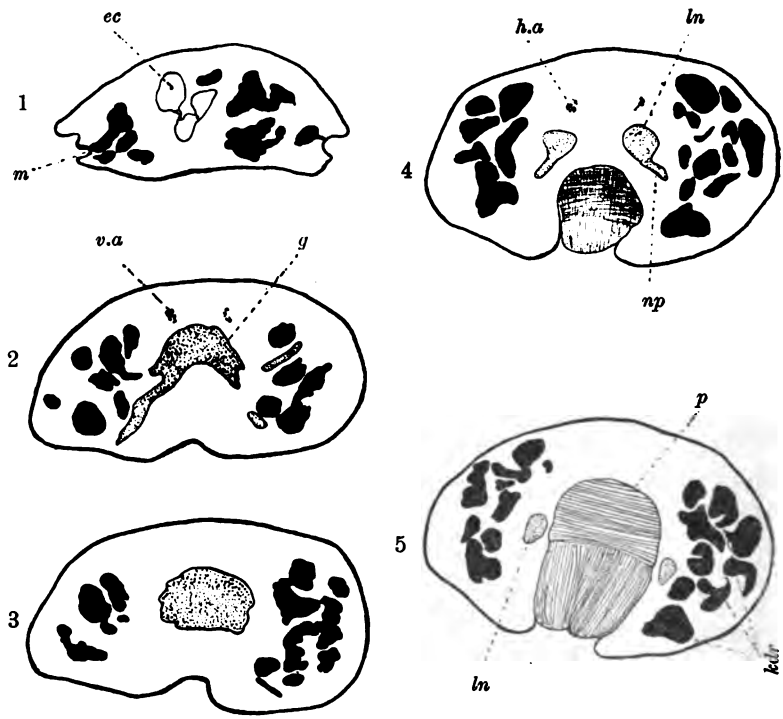


Fig. C1—5. Diplectanum aequans. Querschnitte durch das vordere Kopfende (aus der Serie ausgewählte Schnitte). *ec* Windung der exkretorischen Kanäle, *m* Ausmündung der Kopfdrüsen, *v.a* vorderes Augenpaar, *h.a* hinteres Augenpaar, *p* Wand des Pharynx, *g* Gehirn, *np* zu dem Pharynx verlaufende Nerven, *ln* große seitliche Nervenstränge, *kdr* Kopfdrüsen (schwarz dargestellt).

dem anderen hervor und wendet sich sofort aufwärts zur dorsalen Oberfläche. Zwei ähnliche Nervenpaare gehen vom hinteren Ende des Gehirnes aus, aber das ventrale Paar derselben ist das kleinere und geht wahrscheinlich nur zum Mund und Pharynx. Das dorsale Paar ist dicker und läßt sich nur eine kurze Strecke weit verfolgen (vergl. Textfig. C).

Sinnesorgane.

Augen. Die 4 Augen liegen im Parenchym eingebettet, oberhalb des Gehirns, ein Paar am vorderen, die anderen am hinteren Ende (Textfig. A, C). An verschiedenen Exemplaren weicht die Stellung der Augen etwas ab, aber gewöhnlich ist das vordere Paar mit den konvexen Enden des Pigmentbechers nach vorn und etwas nach innen gerichtet, während bei dem hinteren Paar — welches auch etwas größer ist — die Pigmentbecher rückwärts und etwas nach auswärts gestellt sind; aber diese Ordnung kann auch vollständig umgekehrt sein. Bei einem lebenden, zwischen Deckgläschen gepreßten Tier wechselt die Stellung der Augen von Zeit zu Zeit, aber dieser Wechsel ist wahrscheinlich nur durch den Druck des Glases und die ganzen Bewegungen des Tieres verursacht; denn Muskelfasern haben keine direkte Verbindung mit den Augen, doch es mag sein, daß ihre Stellung durch die Muskeln der dorsalen Körperwand reguliert werden kann.

Der histologische Bau der Augen ist sehr einfach und ähnlich demjenigen von Tristomum molae. Ich kann nichts Besseres tun, als Hesses (1897) Beschreibung darüber zitieren.

„Die Augen von Tristomum molae setzen sich, wie die aller bisher betrachteten Plathelminthen, aus einem wahrnehmenden Teile und einem Hilfsapparat zusammen. Letzterer besteht lediglich aus dem sehr flachen Pigmentbecher. Dieser scheint auch hier zelliger Natur zu sein . . . . . Der wahrnehmende Apparat besteht aus einer Zelle. Diese hat eine längliche Gestalt und liegt mit ihrer Längserstreckung in der Richtung der Becherachse; ihr dem Becher zugekehrtes Ende reicht dicht an dessen Innenwand heran. Auf der entgegengesetzten Seite zieht sich die Zelle in einen Nervenfortsatz aus; dieser verläuft bei dem vorderen Auge schräg nach hinten und unten, bei dem hinteren biegt er ziemlich scharf um und zieht, mit jenem vereinigt, zu dem Gehirn, in dessen Punktsubstanz sie beide eindringen . . . . . An der Stelle, wo die Zelle dem Pigmentbecher anliegt, zeigt ihr Rand einen schmalen dunklen Saum, der deutlich gegen das hellere Zellplasma sich abhebt. Bei der Untersuchung mit homogener Immersion erkennt man nun, daß dieser Saum eine feine Streifung zeigt, die hier wie bei den Planarien auf eine Zusammensetzung aus kleinen Stiftchen zurückzuführen ist.“

Bei Diplectanum aber konnte ich diese zum Gehirn gehenden Fasern der Sehzellen nicht finden, auch waren keine „kleinen Stiftchen“ erkennbar, vielleicht wegen der Kleinheit des Objektes. Denn an Präparaten der Augen von Tristomum

molae habe ich dieselben Erscheinungen, wie sie HESSE beschreibt, wahrgenommen.

Die Frage, von welchem Nutzen solche relativ gut entwickelte Augen bei einem in der Kiemenhöhle eines Fisches lebenden Wurm sind, ist schwer zu beantworten. HESSE kam zu der Ansicht (nach Untersuchungen an lebenden Tieren), daß die Augen bei den Turbellaria tricladida nicht die Funktion der Augen im engeren Sinne haben. „Vielmehr glaube ich“, schreibt er, „die dem Tiere unangenehme Einwirkung des Lichtes kommt in ähnlicher Weise zu stande wie bei den chlorophylhaltigen Rhabdocölen die dem Tiere angenehme Lichtwirkung: durch chemische Vorgänge im Innern des Tieres, die durch die Beleuchtung hervorgerufen werden.“ Diese Augen sind demnach nicht Sehorgane, sondern nur Lichtempfindungsorgane.

Vermutlich haben die Augen von Tristomum molae diese Funktion, welches bekanntlich auf der dem Licht exponierten Haut von Orthagoriscus molae lebt. Aber die Augen von Diplectanum, welches offenbar in Dunkelheit lebt, können beim erwachsenen Tier keine solche Funktion haben, und deutet ihr so gut entwickeltes Vorhandensein vielleicht nur auf ein langes freischwimmendes oder auf der Haut des Fisches kriechendens Stadium hin.

Genitalapparat.

(Taf. XX, Fig. 2, 3, 7; Taf. XXI, Fig. 14, 15, 18, 20.)

In Fig. 2 ist der ganze Genitalapparat halbschematisch dargestellt. Nur in Details weicht er von dem der anderen Heterocotylea ab. Wie fast alle Trematoden ist das Tier zwitterig.

Männlicher Apparat. Der einzige multilokuläre Testis liegt unmittelbar hinter dem Ovarium, mit seinem vorderen Ende unter demselben (Fig. 2). Seine Kontur ist nahezu viereckig. Er mißt 0,1225 mm in der Länge und 0,1050 mm in der Breite. In einigen Exemplaren ist die multilokuläre Struktur besonders deutlich, aber gewöhnlich erscheint er ziemlich kompakt. Er besteht aus einer Zentralkammer und zahlreichen Nebenkammern, zwischen welchen dorso-ventrale Muskelfasern verlaufen können. Die Kammern selbst sind wieder in kleinere Follikel geteilt, in welchen die Spermatozoa sich entwickeln. Diplectanum ist nicht sehr geeignet, die Spermatogenesis zu studieren, wie es so schön bei vielen anderen Heterocotylea möglich ist; aber immer kann

man die verschiedenen Stadien erkennen von der Spermamutterzelle bis zu dem vollkommen ausgebildeten Spermatozoid, das die Spermatomorula verläßt. Karyokinetische Figuren waren nicht zu finden.

Vas deferens und Penis. Das einzige Vas deferens verläßt den Testis an seinem antero-ventralen Rande. Der Struktur seiner Wand nach läßt es sich in vier Teile zerlegen: 1) Wand ohne Struktur; 2) stark muskulöse Wand, Ductus ejaculatorius; 3) enger Teil nach Vereinigung mit dem vorderen prostatischen Gange; 4) Bulbus ejaculatorius. Aber immerhin muß man sich bewußt bleiben, daß diese Namen nicht genau dieselbe Bedeutung haben wir bei vielen anderen Heterocotylea, doch sind sie am besten geeignet, die hier vorhandene eigentümliche Beschaffenheit der Abschnitte zu kennzeichnen.

Der erste Teil, welchen man Vas deferens nennen kann, ist ein breiter, sehr dünnwandiger Kanal, welcher nach vorn und etwas nach links im Zickzack läuft und dorsal vom Uterus in den Ductus ejaculatorius übergeht (Fig. 2). Gewöhnlich ist er mit Spermatozoen gefüllt, welche in der Längsrichtung in Bündeln liegen. Die Köpfe eines Bündels stellen sich in einer Richtung, während die Köpfe des nächsten Bündels sich in entgegengesetzter Richtung stellen, so daß zwei Bündel zusammen eine Art Spermatophore bilden, mit den Köpfen in der Mitte und den Schwänzen nach den beiden Enden. Solch ein großes Spermatophor liegt gewöhnlich eine kurze Strecke vor dem Uebergang in den Ductus ejaculatorius. Die Wand des Vas deferens besteht aus einer sehr dünnen Membran ohne Nuclei und Muskeln.

Der Ductus ejaculatorius ist ein dickwandiges, muskulöses Rohr von ziemlich gleichmäßigem Diameter (0,02 mm) und beträchtlicher Länge. Er ist deutlich von dem Vas deferens abgesetzt, und das Lumen ist an der Uebergangsstelle sehr eng. Inwendig ist er von einer dünnen, strukturlosen Membran ausgekleidet und von einer Schicht starker Ringmuskeln umgeben (Fig 2). Die Fasern dieser Muskeln sind „hohl“ mit einer großen protoplasmatischen Achse. Jede Faser ist außerordentlich dick und durch ihr eigentümliches Aussehen (Fig. 15) bemerkenswert. Die Fasern liegen gewöhnlich in einer einzigen Schicht, aber manchmal können auch zwei Fasern konzentrisch angeordnet sein. Gewöhnlich ist die Röhre mit Spermatozoen gefüllt, aber nicht mehr in spermatophorenähnlichen Stellung. An seinem vorderen Ende verbindet sich der Ductus ejaculatorius mit dem vorderen prostatischen Gang und geht in den dritten Teil über.

Dieser dritte, engere Teil hat eine starke, muskellose, aus einer dicken hyalinen Membran bestehende Wand; nur ehe er in den Bulbus ejaculatorius führt, bildet sich ein kleines Reservoir mit muskulösen Wänden (Fig. 3).

Der Bulbus ejaculatorius ist ein großes, starkes, muskulöses, birnförmiges Gebilde, welches vor dem Genitalatrium liegt. Es mißt 0,075 mm in der Länge und 0,05 mm in der Breite. Mit dem hinteren Ende (in der Ruhelage) ist der lange chitinöse Penis verbunden, und an beiden Enden sind kräftige Retractor- und Ejectormuskeln befestigt. Ein Blick auf Fig. 2, 3 wird diese komplizierten Teile klar zeigen. In Fig. 15 sieht man, daß der Bulbus selbst in zwei Teile zerfällt: einen hinteren, in welchen die Basis des Penis eingebettet ist, und einen vorderen oder eigentlichen Bulbus. Die Wände des letzteren sind außerordentlich dick und kompakt, zusammengesetzt aus zahlreichen dünnen Muskelfasern, die in der Längsrichtung verlaufen. An ihrem Vorderende verschwinden diese Fasern in den Wänden des oben genannten Reservoirs des Vas deferens, während ihre hinteren Enden in eine Membran eingefügt sind, welche die beiden Abteilungen des Bulbus trennt. Diese Membran färbt sich sehr stark mit Hämatoxylin und bildet eine sehr auffallende Grenze zwischen den zwei Teilen. Ihr angesetzt liegt die trichterförmige Basis des Penis, welche von einer dicken Schicht von Ringmuskeln umgeben ist, die den hinteren Teil des Bulbus bilden (Fig. 15). Die sehr kräftigen Retractormuskeln laufen zertreut auf- und vorwärts und befestigten sich etwas hinter dem Pharynx an der dorsalen Körperwand. Die Ejectormuskeln laufen in zwei Hauptbündeln nach hinten und befestigen sich an der ventralen Körperwand', einige Stränge vor dem Genitalatrium, einige auf seinem Niveau, aber der größte Teil weiter hinten.

Der Penis ist eine sehr lange Chitinröhre; er mißt 0,20 mm in der Länge und 0,0075 mm im Durchmesser in der Mitte. Die Spitze biegt sich aufwärts und nach links, die ganze Röhre ist auch gewöhnlich nach links gebogen, aber dies ist nicht konstant in allen Exemplaren und hängt sehr von der Stellung, in welcher das Tier fixiert ist, ab. Stossich beschreibt den Penis als „pene constituito da due filamenti cornei di colore giallo“. Aber die doppelte Erscheinung ist eine rein optische. Natürlich gibt es eine innere und äußere Oberfläche, der Röhre, und da die Wände relativ sehr dick sind, so hat man den Eindruck, daß eine Röhre in der anderen liegt, aber an Schnitten sieht man deutlich, daß

nur eine Röhre existiert. Der Penis, wie er im Körper liegt, ist eingeschlossen in einer dünnen membranösen Hülle, an welcher abgeplattete Nuclei manchmal beobachtet werden können. Fig. 2 zeigt diese Hülle sehr deutlich. Es ist aber zu beachten, daß das basale Drittel des Penis nackt an der dorsalen Wand des Genitalatrium liegt.

Ich will nun zunächst das Atrium beschreiben. Die äußere Oeffnung des Genitalatrium ist ein kleines rundes Loch, ventral, nahe an der Medianebene und etwa $^1/_4$ der totalen Körperlänge vom Kopfende entfernt liegend. Es ist umgeben von einem Sphinktermuskel und ohne Haken irgend einer Art. (Nach Parona und Perugia ist die „Apertura genitale“ von Diplectanum aculeatum mit einer „corona di uncini“ bewaffnet.) Es umfaßt einen ziemlich großen Hohlraum, vorn begrenzt durch den Bulbus, hinten durch die Uterusöffnung. An dem postero-dorsalen Winkel öffnet sich der Gang des hinteren prostatischen Reservoirs und zwischen dieser Mündung und dem Uterus, und etwas nach rechts liegt der Eingang der Penishülle.

Prostatische Drüsen. Die eben erwähnte Oeffnung des hinteren prostatischen Reservoirs führt in eine große retortenförmige Höhle (Fig. 2 *ppr*), um deren dorso-posteriore und laterale Wände herum die eigentlichen prostatischen Drüsen sich befinden. Sie sind in traubenförmigen Gruppen angeordnet und können sich weit in dem sie umgebenden Gewebe ausbreiten. Die Ausdehnung wechselt sehr in verschiedenen Exemplaren. In Fig. 2 ist nur ein Teil dieser Drüsen dargestellt, um das Bild nicht so kompliziert zu machen. Die einzelnen Drüsenzellen sind infolge der Menge von Sekretmasse nicht immer erkennbar. Ihr Sekret, welches gewöhnlich das Reservoir füllt, ist dunkel und grobkörnig. So weit stimmt das Organ mit demjenigen von Epibdella[1]) überein, obgleich es hier nicht in derselben Weise mit dem Penis verbunden ist.

Die anderen Teile des Apparates unterscheiden sich auffallend von allen anderen Trematoden. Ein kleiner Gang öffnet sich im Reservoir am postero-dorsalen Winkel, läuft zwischen den umgebenden Drüsen hindurch rückwärts und aufwärts und mündet in einen hohlen, spindelförmigen, cylindrischen Körper, welcher

1) Nach Goto (1894): „In Epibdella the prostate gland is an egg-shaped, or elongated cylindrical hollow body, lying just behind the penis and communicating with its cavity either directly, or by means of a short canal . . .“

meistens in der Medianebene des Körpers liegt, zwischen dem Ductus ejaculatorius und dem Bulbus. Von dem vorderen Ende dieses Gebildes, welches ich vorderes prostatisches Reservoir benannt habe, führt ein zweiter kleiner Gang in das vordere Ende des Ductus ejaculatorius hinüber (Fig. 3 *apg*). Betrachten wir zuerst dieses sehr eigenartige vordere prostatische Reservoir.

Es mißt 0,14 mm in der Länge und besizt eine sehr dicke muskulöse Wand, aus mehreren Schichten schräg laufender Fasern bestehend (Fig. 22). Diese Fasern sind außerordentlich fein. Im Längsschnitt stehen sie in auffallendem Kontrast zu den kräftigen hohlen Fasern des Ductus ejaculatorius. Die innere Seite des Reservoirs besitzt eine dünne Membran, welche sich tief mit Hämatoxylin färbt.

An dieser Membran liegen besonders in der dorsalen Hälfte des Reservoirs sehr zahlreiche kleine Körnchen, welche sich auch tief mit Hämatoxylin färben, aber keine bestimmte Struktur erkennen lassen. Welche Bedeutung diese kleinen Körnchen haben, ist mir unbekannt; in jedem Exemplar kommen sie in derselben Lage vor. Der übrige Inhalt des Reservoirs ist ebenso rätselhaft. Nach beiden Enden hin ist das Reservoir mit grauem, körnigem Sekret erfüllt; dasselbe ist im hinteren Abschnitt dunkel und grob, ähnlich dem des hinteren Reservoirs, während am vorderen Abschnitt die Körner feiner und von hellerer Farbe sind. In der Mitte zwischen den beiden Massen liegt eine bikonkave Zone von kleinen gelben Körnchen (Fig. 18). In jedem Tier ergab die Untersuchung denselben Inhalt und dieselbe regelmäßige Anordnung. Im lebenden Zustand fällt dieses Organn sofort ins Auge durch seine auffallende Aehnlichkeit mit einem Ei und wurde von Vogt wirklich für ein solches gehalten. Die Uebereinstimmung der Farbe zwischen den gelben Körnchen und der Substanz des Penis lassen an die Möglichkeit denken, daß sie mit der Regneration des letzteren etwas zu tun haben könnten, wenn er abgebrochen ist. — Von den beiden aus dem Reservoir gehenden Gängen ist der hintere der längere; seine Wand besteht aus einer hyalinen strukturlosen Membran, umgeben von einer dünnen Hülle von Muskelfasern, ähnlich denen des Reservoirs. Der vordere Gang hat genau dieselbe Struktur.

Weiblicher Apparat. (Taf. XX, Fig. 1, 2 u. 3.)

Ovarium. Das Ovarium liegt unmittelbar vor dem Testis, etwas nach rechts. Es ist etwas nierenförmig und mißt in der langen Achse 0,16 mm. Bei vielen Heterocotylea sind be-

sondere Teile erkennbar als „formative Zone“, „zone of growth“ u. a.; aber bei Diplectanum ist das Ovarium ein hohles Gebilde, an welchem die Formativzone über die ganze innere Oberfläche ausgebreitet ist, während in der Höhle selbst die reifen Eier sich sammeln. Diese sind merkwürdig groß und haben einen auffallend großen Nucleus (Fig. 20). Im Uterus habe ich niemals befruchtete Eier gefunden und kann daher nichts Bestimmtes darüber angeben, aber vermutlich werden sie gestielt sein wie diejenigen von verwandten Formen. Stossich scheint mir gleich Vogt und Van Beneden getäuscht worden zu sein durch die außerordentlich eiähnliche Erscheinung des vorderen prostatischen Reservoirs.

Der Ovidukt ist eine dünnwandige, enge Röhre, von der konvexen Seite des Ovarium in das Ootyp führend (Fig. 2). In einem Exemplar war der Ovidukt doppelt, aber dies scheint mir anormal zu sein.

Das Ootyp ist von beträchtlicher Länge und vollständig von Schalendrüsen umgeben. Am hinteren Ende steht es mit dem Receptaculum seminis in Verbindung, und an seinem vorderen Ende geht es nach Vereinigung mit dem rechten Dottergang in den Uterus über (Fig. 2). Die Schalendrüsen sind sehr zahlreich und sitzen zum Teil mit kurzen Stielen dem Ootyp an, zum Teil bilden sie langgestielte traubige Bündel, welche bis hinter das Receptaculum seminis reichen, wie bei Microcotyle (Goto).

Der Uterus läuft ohne Windungen nach vorn zu dem schon erwähnten Genitalatrium. Seine Wände sind dick, zusammengesetzt aus einer Schicht Ringmuskeln (welche sich in eigentümlicher Weise stellenweise auf einer Seite verdickt) und aus einer dicken homogenen Membran, welche unregelmäßig gerippt und in kleinen Wülsten erhoben ist (Fig. 14). Er besitzt keine Wimpern. Bei einigen Exemplaren waren zahlreiche Spermatozoiden im Uterus vorhanden.

Das Receptaculum seminis, die kugelige Anschwellung zwischen Ootyp und Vagina, mißt 0,03 mm im Diameter. Seine Wände lassen keine Struktur erkennen. Die Höhle war immer mit Spermatozoiden gefüllt, welche, auch immer radiär geordnet, mit ihren Köpfen in der Mitte und ihren Schwänzen an der Peripherie lagen.

Die Vagina (Fig. 2 *vg*) steht in Verbindung mit dem Receptaculum seminis durch einen engen Gang auf seiner linken Seite, führt links und etwas vorwärts nach der ventralen Oberfläche und

mündet nicht weit von dem Körperrand. Die Struktur der Wände ist auch eigenartig, sie sind sehr dick, zusammengesetzt aus einer Schicht schräger Muskelfasern, außerhalb deren einige Längsfasern liegen, während innerhalb eine Chitinschicht sich befindet (Fig. 20 *vg*). Immerhin aber muß man sich erinnern, daß, wie Cerfontain gezeigt hat, das „Chitin" der Heterocotylea von demjenigen anderer Tiere abweicht und sich in einer 35-proz. Lösung von Kalilauge (KHO) löst. Wahrscheinlich hat die Entwickelung dieser Chitinschicht eine gewisse Beziehung zu dem langen, scharfen, zugespitzten chitinösen Penis. Nach Wacke (1902) kommt auch die Bildung von Chitin in der Vagina von Temnocephala novae-zelandiae vor: „Die Cuticula (der Vagina) erreicht bei T. novae-zelandiae eine bedeutende Dicke und ist vielfach mit chitinösen Leisten und Einkerbungen versehen." Die äußere Oeffnung der Vagina trägt keine Bewaffnung.

Vitellarium. Die Dotterfollikel sind seitlich im ganzen Körper verbreitet, von dem Pharynx an, wo sie am dichtesten liegen, bis hinten an die mit Dornen besetzten Platten, wo sie am spärlichsten sind. Ihr Bau weicht nicht von dem gewöhnlichen Dotterfollikel der Heterocotylea ab, aber hier ist wegen der Kleinheit die Vitellogenesis nicht so genau zu beobachten wie bei vielen anderen Formen. Die beiden Dottergänge öffnen sich seitlich und getrennt in das Ootyp; die Mündung des rechten Ganges liegt vor dem linken (in Fig. 2 sind die Mündungen etwas weiter voneinander entfernt, als es in der Tat der Fall ist). Es existiert kein Dotterreservoir.

Canalis genito-intestinalis. Wie schon erwähnt, ist der Darm oft mit Dotterkörnchen gefüllt, und so würde man denken, daß diese durch einen Canalis genito-intestinalis hineinkommen, aber ich bin nicht sicher, daß ein solcher Kanal bei Diplectanum existiert, obgleich es auch sein kann, daß er mir durch seine Kleinheit verborgen geblieben ist. Das Vorhandensein von Dotter in dem Darm von fixierten oder gepreßten Exemplaren läßt sich auch anders erklären, denn die Tiere, wenn sie so behandelt sind, bewegen und kontrahieren ihre Muskeln heftig, wodurch die weiche Darmwand an einer oder mehreren Stellen beschädigt wird, und so entleert sich der Dotter aus den umgebenden Dotterfollikeln in ihn hinein; selbst ganze Follikel werden frei im Darm manchmal gefunden. In nahe verwandten Formen fehlt ein solcher Kanal auch; Goto schreibt: „According to my own observations it (Canalis genito-intestinalis) seems to be wanting

wholly also in the Gyrodactylidae.“ BRANDES hat in Fredericianella ovicola BRANDES einen Canalis genito-intestinalis beschrieben, aber er selbst konnte ihn nicht vollständig verfolgen. GOTO hielt ihn für eine Vagina, und nach den Figuren von BRANDES stimmen Stellung und Länge mehr mit einer Vagina überein.

Befruchtung. Es ist fast ausgeschlossen, daß Selbstbefruchtung bei Diplectanum stattfinden kann. Zwar ist es möglich, daß der Penis in den Uterus desselben Tieres eingeführt wird, ohne aus dem Genitalatrium herauszukommen; aber dies ist unwahrscheinlich, denn um den enorm langen und relativ festen Penis aus der Penishöhle zu ziehen, müssen nicht nur die Retractormuskeln sich vollständig kontrahieren, sondern muß auch der Körper dorsalwärts gebogen sein; und wenn die Penisspitze aus ihrer Scheide gezogen ist, wird sie im Genitalatrium nach unten gerichtet liegen, und folglich wird sie durch die Kontraktion der Ejectormuskeln nach außen durch die Oeffnung des Atrium herausgeschoben. Obgleich auf den ersten Blick es unmöglich erscheint, daß dieses lange Chitingebilde überhaupt herausgestülpt werden könnte, muß man sich doch vergegenwärtigen, daß die Gewebe dieser Tiere weich und einer größeren Ausdehnung als bei anderen Tieren fähig sind. Mit Hilfe seiner gebogenen Spitze wird er leicht in die Vagina eines anderen Tieres eingeführt, und die mit Chitin bekleideten Wände derselben schützen sie vor Beschädigung. Gleichzeitig wird der Ductus ejaculatorius das Sperma, zusammen mit etwas von dem Sekret des vorderen prostatischen Reservoirs, in den Bulbus pressen, welcher dann die Masse durch die lange Röhre pumpt. Bei der Aktion der Längsmuskelfasern des Bulbus wird sein konisches (d. i. vorderes) Ende vollständig geschlossen, so daß ein mächtiger Druck stattfinden kann. Wahrscheinlich ist die große Entwickelung des prostatischen Apparates nötig, um das Sperma genügend flüssig zu machen, um den Austritt aus der langen, engen Penisröhre zu ermöglichen.

Wohl erklärt sich die Ausstülpung des Penis, aber wie er wieder zurückgebracht wird, ist eine andere Sache. Es ist möglich, daß er durch den Zug der Muskeln zurückgebracht wird, aber es ist auch denkbar, daß er zerbrochen oder abgeworfen wird. Wenn das letztere der Fall ist, wie bildet sich ein neuer Penis, oder wie wird der zerbrochene regeneriert? VOGT hat in der Wand der Penishöhle liegende Drüsen beschrieben, aber solche konnte ich nicht sicher wahrnehmen, und VOGTS Auffassung der

Genitalorgane war ganz irrtümlich[1]). Vielleicht ist die Zone der gelben Körnchen in dem vorderen prostatischen Reservoir ein Vorrat von Chitinstoff, welcher auf irgend eine Weise zu der Regeneration des Penis dient.

Welchen Zweck der Inhalt des hinteren prostatischen Reservoirs hat, ist auch nicht ganz klar. Vielleicht erleichtert er den Austritt der Eier aus dem Atrium; in diesem Fall ließen sich die zugehörigen Drüsen vielleicht vergleichen mit den einzelligen Drüsen, welche in dem terminalen Teil des Uterus vieler Distomidae vorhanden sind.

Verwandtschaft und Stellung im System.

Braun (in Bronns Klassen und Ordnungen) hat Diplectanum unter die Gyrodactylidae gestellt, welche seine dritte Subfamilie der Polystomeae bilden, mit den Genera Calceostoma, Gyrodactylus, Dactylogyrus, Tetraonchus, Amphibdella und Diplectanum. Obgleich unsere Kenntnis von all diesen Genera noch nicht so vollständig ist, wie wir es wünschen möchten, so wissen wir doch von großen Verschiedenheiten unter ihnen, nicht nur in ihrer äußeren Gestalt, den Hakenapparaten u. s. w., sondern auch in der Stellung der exkretorischen Oeffnungen und den Geschlechtsorganen.

---

1) Da Vogts Beschreibung unrichtig ist und zu einer ganz falschen Auffassung führt, so will ich in einigen wichtigen Punkten den Unterschied der Benennungen hervorheben. Wie schon oben bemerkt, existiert die „Kloakenöffnung" nicht; was er für diese hielt, muß eine andere Oeffnung gewesen sein, z. B. die des Oesophagus. Die „Penistasche" ist der Bulbus ejaculatorius, die „Futteralscheide" die eigentliche Penistasche oder Penishöhle. Was er mit „Uterus" und „Eiergänge" bezeichnet, sind vorderes prostatisches Reservoir, resp. sein vorderer Gang, der „Quergürtel" des „Eies" ist die Zone gelber Körnchen. Der „Begattungsgang" ist ein Teil des Vas deferens, die „Samenkapsel" das hintere prostatische Reservoir, und die es umgebenden Drüsen sind offenbar übereinstimmend mit den Vogtschen „Dottergängen". Eine gedachte Verbindung zwischen dem wirklichen Vas deferens und dem hinteren prostatischen Reservoir nennt er „Ootyp", während er das Vas deferens („Begattungsgang") als in die „Begattungskeule" — die wirkliche Vagina — führend beschreibt. Das Ovarium erkannte er richtig und bezeichnete es als Keimstock, die „Schlucköffnung" halte ich für das Ootyp und die „kontraktilen Faserzüge zwischen Schlucköffnung und Samenkapsel" für den wirklichen Uterus. Seine Beschreibung weiter zu verfolgen, scheint mir nicht nötig zu sein.

Nach GOTO fehlt bei allen Gyrodactylidae ein Canalis genito-intestinalis. Nach KATHARINER (1895) ist bei Gyrodactylus keine Vagina vorhanden[1]), während bei den anderen Genera (außer Calceostoma, von welcher wir keine sichere Kenntnis haben) eine Vagina gefunden ist.

GOTO schreibt (1894): „..... in Dactylogyrus and Tetraonchus the unpaired vagina which is present only on one side of the body .....“ Bei Diplectanum ist die Vagina ebenfalls bekannt (p. 595). PARONA und PERUGIA haben in ihrer ersten Veröffentlichung von Amphibdella (Di alcuni Trematodi ectoparassiti di pesci Adriatici) eine Vagina nicht beschrieben, und in ihrer verbesserten Diagnose, wie sie in BRONNS Klassen und Ordnungen steht, ist von einer Vagina nicht die Rede (ihre Schrift „Nuove osserv. sull' Amphib. Torped.“ ist mir nicht zu Händen gekommen); aber in Exemplaren, welche ich selbst untersucht habe, fand ich eine gut entwickelte Vagina vor, beträchtlich kürzer als die von Diplectanum und sich näher der Mittellinie des Körpers auf der ventralen Seite öffnend.

In Gyrodactylus sollen 2 exkretorische Oeffnungen an dem Kopfende sein. Bei Amphibdella soll nach PARONA und PERUGIA eine einzige auf der dorsalen Schwanzoberfläche sein, und wahrscheinlich ist bei Diplectanum dasselbe der Fall.

Die Gyrodactylidae lassen sich dann in zwei Gruppen teilen:

a) mit Vagina; exkretorische Kanäle sich nach hinten öffnend:

Tetraonchus,
Dactylogyrus,
Amphibdella,
Diplectanum;

---

1) „Bei vielen anderen Trematoden findet sich ein solcher in Gestalt des sogenannten LAURERschen Kanals, der von vielen Autoren, so von STIEDA, BLUMBERG, BÜTSCHLI, ZELLER, MINOT, TASCHENBERG, LORENZ, KERBERT u. a., als ein von den weiblichen Organen nach außen führender und als Scheide funktionierender Schlauch beschrieben wird ..... Da Gyrodactylus keinen LAURERschen Kanal besitzt .....“ Aber man kann bei gegenwärtiger Kenntnis nicht definitiv sagen, ob der LAURERsche Kanal, wie er bei vielen Malacocotylea vorkommt, homolog ist mit dem Gebilde, welches bei den Heterocotylea gewöhnlich Vagina genannt ist.

b) ohne Vagina; exkretorische Kanäle sich nach vorn öffnend:
Gyrodactylus,
Calceostoma (?).

Schon 1890 hat Monticelli Amphibdella mit Tetraonchus vereinigt, von welcher er 1889 folgende Diagnose gab:

„Genere Tetraonchus Dies.

Corpo depresso, anteriormente slargato, posteriormente più o meno ristretto e terminantesi in un piccolo disco. Estremità anteriore del corpo di forma triangolare senza tentacoli. Il disco ha quattro grandi uncini due sulla faccia ventrale con le punte rivolte in fuori e due sulla faccia dorsale con le punte rivolte in dentro e 14—16 uncinuli, disposti sulla faccia ventrale marginalmente e radilmente ed in mezzo ai due grandi uncini. Fra i grandi uncini, tanto sul lato dorsale, che sul ventrale, o solamente sul secondo, si trova un pezzo chitinoso trasversale di varia forma. Bocca ventrale; faringe globosa; esofago nullo; intestino unico tubolare — sacciforme o bifido. Sbocco esterno del sistema escretore sul lato dorsale nella estremità posteriore del corpo innanzi al disco. Aperture genitali maschili e femminili nella linea mediana della faccia ventrale ravvicinate tra loro. Vagina aprentesi sul margine sinistro della faccia ventrale, alla metà della lunghezza del corpo. Pene chitinoso, d'ordinario unciniforme, accompagnato da un pezzo chitinoso di varia forma sul quale riposa. Testicolo unico, grosso, situato nella metà posteriore del corpo, spinto verso il lato dorsale. Ovario grandetto situato innanzi al testicolo. Vitellogeni numerosi e dendritiformi disposti lungo i due lati del corpo. Uova d'ordinario con prolungamento brevissimo da un sol polo. Vivono parassiti sulle branche dei pesci di acqua dolce."

Meiner Ansicht nach sollten die Glieder der Gruppe a (Tetraonchus, Dactylogyrus, Amphibdella, Diplectanum) als Subgenera des Genus Tetraonchus aufgefaßt werden, entsprechend der Ansicht von Monticelli, während die der Gruppe b (Gyrodactylus und provisorisch Calceostoma) als Subgenera von Gyrodactylus betrachtet werden müssen. Beide Genera sind unter die Subfamilie Gyrodactylidae zu stellen.

Natürlich kann diese Klassifikation nur unvollkommen sein, bis man die Morphologie der verschiedenen in Betracht kommenden Tiere genauer kennt, als es gegenwärtig bei den Gyrodactylidae im ganzen der Fall ist.

Es würde also die Stellung von Diplectanum folgende sein:

Subfamilie **Gyrodactylidae**,
Genus **Tetraonchus**,
Subgenus **Diplectanum**.

Diagnose.

Körper langgestreckt, vorn am breitesten, dorsoventral abgeplattet. Ohne Saugnäpfe. 4 große Haken am Schwanzende, durch einen Chitinstab verbunden. Eine schildförmige, mit zahlreichen Dornen besetzte Platte auf der dorsalen und ventralen Schwanzoberfläche. Große Drüsenklumpen am Kopf- und Schwanzende. 4 Augen. Pharynx rundlich. Oesophagus sehr kurz. Darm gegabelt. Ein exkretorischer Kanal an jeder Seite, vorn am Mund mit demjenigen der anderen Seite sich vereinigend, exkretorische Oeffnung hinten (?). Ein gelappter Testis. Großer prostatischer Apparat. Langer chitinöser Penis. Ein Ovarium. Vagina öffnet sich auf der linken ventralen Oberfläche. Uterus öffnet sich im Genitalatrium in der Mittellinie, ungefähr am Ende des ersten Drittels der ganzen Körperlänge. Canalis genito-intestinalis? Eier? An den Kiemen von Seefischen lebend.

Arten:

D. aequans WAGENER	Kiemen von	Labrax lupus
D. pedatus WAGENER	„ „	Julis sp.
D. sciaenae V. BEN. HESSE	„ „	Sciaena aquila
D. aculeatum PAR. e PER.	„ „	Corvina nigra
D. echeneis WAGENER	„ „	Chrysophrys aurata und Sargus Rondeletii.

Die Literatur dieser Formen ist im historischen Teil (p. 574—577) erwähnt. (Dazu das Literaturverzeichnis p. 614.)

Daß die Trematoden mit den Turbellarien verwandt sind, wird allgemein anerkannt. Die Organisation von Diplectanum unterscheidet sich von derjenigen gewisser Turbellaria hauptsächlich durch Mangel einer mit Cilien bedeckten Epidermis. Obgleich dieser Trematode schon sehr spezialisiert ist, besitzt er doch noch mancherlei Züge von Rhabdocölen-ähnlichen Ahnen. Ohne Kenntnis der Entwickelung kann man über die phylogenetische Verwandtschaft nicht mehr behaupten, doch ist es immerhin interessant, auf Aehnlichkeiten zwischen den beiden Gruppen hinzuweisen, z. B. das Vorhandensein von Rhabditen bei Diplectanum und Temnocephala, wo sie nur auf besonderen Regionen des

Kopfes entwickelt sind. Dies kommt auch bei gewissen Rhabdocölen vor, wie bei Macrostoma; doch ist es merkwürdig, daß in gewissen nahestehenden parasitischen Formen (z. B. Arten von Proxenetes, Fecampia, Acmostoma) keine Rhabditen gefunden werden. Auch gibt es chitinöse Stacheln bei verschieschiedenen Turbellaria, z. B. bei der Polyclade Enantia spinifera, wo die Stacheln am Körperrand liegen; zuweilen ist ein Penisstachel ausgebildet, wie bei dem Rhabdocölen Macrostoma, welcher einen einzigen großen Penisstachel besitzt, u. s. w.

In dieser Beziehung ist es ferner von Interesse, die unabhängige, dorsalwärts sich öffnende Spermatheca von Cylindrostoma quadrioculatum zu vergleichen mit dem Laurerschen Kanal und dem Receptaculum seminis von vielen Trematoda malacocotyla.

Nematobothrium molae n. sp.

Historisches.

P. J. Van Beneden, der Gründer des Genus Nematobothrium, erwähnt (1858) in seiner Beschreibung von Nemat. filarina einige andere Würmer, welche er im Fleisch von Orthagoriscus mola gefunden hat, und welche „la plus grande ressemblance" mit Nemat. filarina besitzen. Später (1893) hat Monticelli ähnliche Würmer gefunden und sie in die Gattung Didymozoon eingereiht:

„Sulle branchie dell' Orthagoriscus ho trovato pure, incapsulata, una nuova ed interessante specie di Didymozoon, che differisce da quella da me rinvenuta nei muscoli ed indicata come Didymozoon taenioides. Alla prima deve, con molta probabilità, riferirsi il Trematode trovato dal Van Beneden ravvoltolato a gomitolo sotto la pelle ‚qui tapisse la cavité branchiale', e perciò io propongo di chiamarlo Didymozoon benedenii."

Auf den Kiemen von einem jungen Orthagoriscus mola fand ich 4 Cysten, je 2 Würmer enthaltend, welche, aus ihren Cysten befreit, eine außerordentliche Aehnlichkeit mit Van Benedens Figuren von Nemat. filarina hatten. Weitere Untersuchungen aber ergaben, daß die Tiere einen auffallend kleinen ventralen Bauchsaugnapf besitzen. So klein ist dieser Saugnapf, daß er nur auf Schnitten des Tieres zu sehen ist, also

wenn man keine Schnitte macht, überhaupt nicht gefunden wird. Wenn man die Aehnlichkeit des Nemat. filarina mit dem vorhandenen Nemat. molae in Betracht zieht und die mangelhafte Technik jener Zeit (1858) berücksichtigt, so ist es wahrscheinlich, daß Nemat. filarina auch einen solchen Saugnapf besitzt. Vielleicht auch das von Moniez (1890) beschriebene Nemat. Guernei, obgleich nach seiner Beschreibung (ohne Figuren) sich nicht viel sagen läßt.

Die Morphologie von Nematobothrium ist zur Zeit noch fast unbekannt. Bis jetzt ist das Tier unter die Didymozoonidae gestellt worden, von denen selbst Braun in seinem letzten Werk (1903) schreibt: „eine wenig bekannte Gruppe". Hoffentlich wird die folgende, leider auch nicht ganz vollständige, Beschreibung etwas mehr Licht auf diese interessanten Formen werfen.

Körperform und Lebensweise.
(Taf. XXI, Fig. 17; Taf. XXII, Fig. 23, 25.)

Die 4 Cysten wurden gefunden in der Haut der Kiemenbogen zwischen den Kiemenplättchen, sie sind Auswüchse der Haut und erscheinen beim Anfühlen fest und hart; eine derselben, welche beträchlich größer war als die anderen, maß 4,5 cm in der Länge, beim Oeffnen derselben fand ich 2 Würmer mannigfach ineinander verschlungen und so eine einheitliche Masse bildend, welche U-förmig umgebogen war und ausgestreckt eine Länge von 7 cm hatte. Das eine Ende dieser Masse war beträchtlich dicker als das andere, und an diesem Ende waren die Kopfenden der beiden Würmer zu finden. Es war sehr schwierig, die beiden Individuen voneinander zu trennen. Im Leben machten sie keine Bewegungen und waren so weich, daß man sie nicht auseinanderwickeln konnte. Ich hatte den Inhalt dieser größten Cyste von der Umhüllung befreit, dann mit Pikrinschwefelsäure fixiert und nachher in 70-proz. Alkohol gehärtet, dann 2 Tage lang in 30-proz. Alkohol maceriert. So gelang es leidlich, die Würmer zu trennen, und ich schätze die Länge von jedem auf 1—1,50 m. Da man den Wurm infolge seiner mannigfachen Biegungen nicht gerade ausstrecken kann, läßt sich die Länge nur ungefähr schätzen. Von den Köpfen machte ich zuerst Totalpräparate und bettete sie später in Paraffin ein, um sie zu schneiden. Leider hatten die histologischen Details bei dem Macerationsprozeß gelitten, z. B. war der Bau des Gehirnes fast nicht mehr zu erkennen. Ich schnitt noch eine andere Cyste,

welche im ganzen konserviert war, konnte aber die Köpfe in der Menge der Windungen nicht finden.

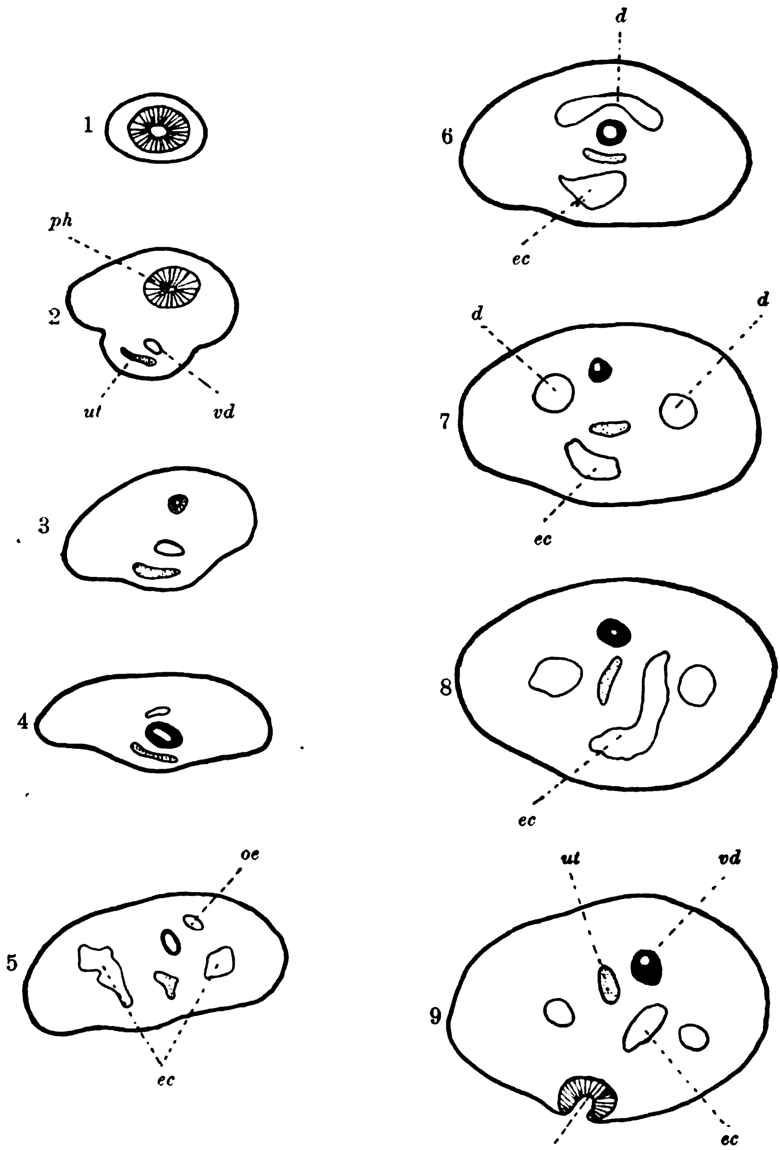


Fig. D. Nematobothrium molae. Querschnitte durch den vorderen Körperteil (nur die Schnitte 6, 11, 17, 32, 53, 71, 83, 103, 125 sind abgebildet). *ph* Pharynx, *vd* Vas deferens, *ut* Uterus, *ec* exkretorische Kanäle, *oe* Oesophagus, *d* Darm, *s* Saugnapf.

Am Vorderende ist der Wurm dünn und fadenförmig. Er mißt ungefähr 0,0675 mm an einem Querschnitt in der Höhe des Pharynx, wo der Körper mehr oder weniger rund ist wie bei anderen Distomidae.

Etwa 5 cm hinter dem Vorderende verliert der Wurm seine regelmäßige Form infolge der ungeheuren Entwickelung der Geschlechtsorgane und wird in mannigfacher Weise knotig und gekrümmt. — In manchen Fällen ragt der Uterus aus dem Körper hervor, wobei er die Körperwand vor sich her schiebt und so einen großen einseitigen Auswuchs bildet. Der wirkliche Körper des Tieres hat meist nur eine Dicke von 2 mm, gegen das hintere Ende wird der Körper wieder dünner und regelmäßiger und endet ähnlich wie am Vorderende, aber stumpfer.

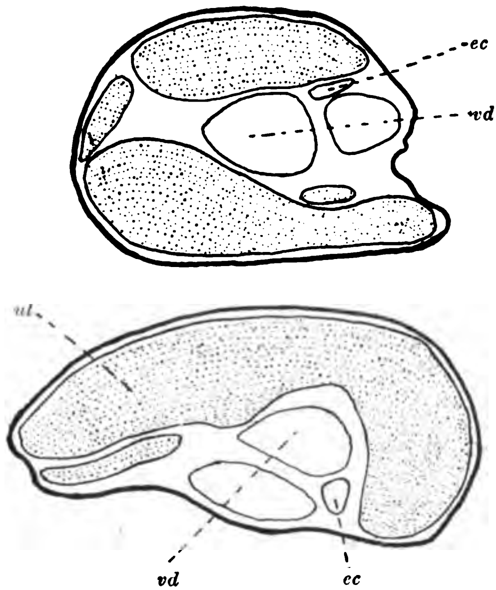


Fig. E. Nematobothrium molae. Querschnitte durch den mittleren Körperteil. *ec* exkretorischer Kanal, *vd* Vas deferens, *ut* Uterus (punktiert). Größte Breite 1,02 mm.

Der Mund liegt an der vorderen Körperspitze und geht ohne Entwickelung eines Mundsaugnapfes direkt in den Pharynx über (Fig. 23). Die Genitalöffnungen liegen auf einer ventralwärts vorspringenden Papille, ungefähr 0,6 mm vom Munde entfernt. Der ventrale Saugnapf ist etwa 1 mm vom Munde entfernt und mißt innen nur 0,01 mm im Durchmesser in kontrahiertem Zustand.

Körperwand. Saugnapf und Parenchym.
(Taf. XXII, Fig. 24, 31.)

Die Körperwand ist mit Ausnahme des Vorderendes nur sehr dünn und schwach entwickelt, was offenbar mit der geschützten Lage des Wurmes in der Cyste zusammenhängt. In der Gegend der Genitalöffnung sind nur einige spärliche Muskeln vorhanden,

indem nur wenige Fasern die Ringmuskelschichten und die Längsmuskelschichten darstellen. Ein Punkt von großer theoretischer Bedeutung ist aber der Besitz der ursprünglichen larvalen Epidermis, welche zwar abgestoßen und vom Körper des Wurmes getrennt ist, aber ihn doch noch als eine dünne Hülle umschließt. Van Beneden fand dieselbe Hülle bei dem eingekapselten Nemat. filarina:

„Le Nemathobothrium n'est pas libre dans son kyste; il est logé dans un étui membraneux, et cet étui contracte partout des adhérences, de manière qu'il faut une patience très-grande pour mettre à nu un de ces vers ou même une simple partie.“



Fig. F. Nematobothrium molae. Stück der abgeworfenen Epidermis. Zeiß Ok. 2, Obj. C.

Ich habe schon an anderer Stelle dargelegt, daß ich diese Hülle für die primitive Epidermis halte, und habe den Befund verglichen mit einer Beobachtung bei einem encystierten Distomum (Zoolog. Anz., Bd. 26, 1903, p. 516—524).

Bei Nematobothrium ist die Membran ziemlich fest und hat viel von ihrem ursprünglichen Charakter verloren. Stellenweise ist sie verdickt und mit faserähnlichen Rippen versehen (Textfig. F). Diese Rippen bezeichnen wohl die Stellen, wo die Membran noch mit dem Wurm zusammenhängt; oft sind sie ziemlich regelmäßig arrangiert, manchmal fast in Netzform, wie Textfigur F zeigt, welche nach einem ungefärbten Präparat gezeichnet ist. Bei stärkerer Vergrößerung und passender Färbung sind die Nuclei und Reste von Nuclei deutlich zu sehen. (Siehe die Figur in meiner früheren Mitteilung Zoolog. Anz., Bd. 26, 1903, p. 522, Fig. 6.)

Bei Nematobothrium molae ist die bleibende Cuticula außerordentlich dünn und kaum sichtbar, außer auf den Tangentialschnitten. Sie erscheint feinkörnig, aber keinerlei Struktur kann in ihr erkannt werden. Unter ihr liegen (im Ektoparenchym eingebettet) eine dünne Lage von Ringsmuskeln und innerhalb derselben eine etwas dickere Lage von Längsmuskeln (Fig. 26). Subkutikulare Drüsenzellen konnte ich nicht mit Sicherheit erkennen, doch ist es möglich, daß manche Kerne des Ektoparenchyms degenerierte Reste von Drüsenzellen sind, welche an der Bildung

der bleibenden Cuticula teilgenommen und dann ihre Funktion verloren haben. Wie schon gesagt, ist die Dicke der Körperwand an den Körperteilen sehr verschieden, Fig. 31 ist nahe am Saugnapf gelegen, wo sie am besten entwickelt ist. — In der Gegend des Pharynx ist sie überaus dünn.

Am vorderen Teil des Körpers können 2 Arten von Parenchym unterschieden werden, Ektoparenchym und Körperparenchym oder Endoparenchym, ausgenommen in der Gegend des Pharynx, wo nur Ektoparenchym vorhanden ist. Das Ektoparenchym bildet ein faseriges, dichtes Gewebe mit zahlreichen großen Kernen und ohne Spuren von Zellgrenzen (Fig. 30, 31). Die dickste Schicht desselben ist auch in der Gegend des ventralen Saugnapfes vorhanden, weiter hinten, wo der Körper seine regelmäßige Form verliert, ist nur eine sehr dünne Schicht zu finden. Das Körperparenchym andererseits ist ein lockeres, schwammiges Gewebe, bestehend aus einem Netzwerk von umgewandelten Zellen, innerhalb deren noch manche der ursprünglichen Zellen sich erkennen lassen. In Fig. 24 kann man bemerken, daß der Zellkörper geschrumpft ist und auf einer Seite der Zelle den Kern einschließt, während protoplasmatische Fortsätze manchmal von hier zu den anderen Wänden der Zelle verlaufen. Dies ist, wie ich glaube, lediglich ein Kunstprodukt, hervorgebracht durch die Fixierungs- und Härtungsmittel u. s. w. Am lebenden Tier sind keine Vakuolen in denselben zu sehen. Die gallertartigen Zellkörper nehmen wahrscheinlich die ganze Zelle ein und stehen miteinander in Verbindung.

In Bezug auf die Natur des Körperparenchyms der Trematoden überhaupt bin ich ganz derselben Ansicht wie Looss (1893), um so mehr, seit ich Gelegenheit hatte, das Parenchym zahlreicher Arten von Trematoden an alten und jungen Exemplaren lebend zu untersuchen, nicht allein im Kompressorium, sondern auch an Zupfpräparaten. Looss schreibt: „Nach meiner Ansicht setzt sich das Körperparenchym der Trematoden, abgesehen zunächst von den verschiedenen Einlagerungen, aus ganz gleichartigen Zellen zusammen, von denen im ausgebildeten Zustand hauptsächlich die ziemlich festen und dicken Membranen noch vorhanden sind. Diese letzteren schließen dicht aneinander an und sind durch eine Intercellularmasse miteinander verkittet; sie bilden so ein dem Seifenschaum ähnliches Maschen- oder Gerüstwerk, dessen Lücken in einzelnen Fällen, wie Leuckart bereits beobachtete, und wie ich bestätigen kann, durch teilweise

Resorption der Wände in gegenseitige Kommunikation treten. Die Lücken selbst sind während des Lebens von einer vollkommen farblosen, klaren Flüssigkeit, dem wässerig entarteten Protoplasma erfüllt . . . . .“

Das Körperparenchym von Nematobothrium molae bewahrt nach meiner Ansicht größtenteils seinen primitiven Charakter, wie sich erwarten läßt, da der Wurm in der Cyste nahezu bewegungslos ist. Nur an denjenigen Stellen des Körpers, welche am meisten beweglich sind und deshalb ein festeres Parenchym erfordern, wie in der Nähe des Pharynx und des ventralen Saugnapfes, ist das höher entwickelte und faserige Ektoparenchym an die Stelle des gewöhnlichen Körperparenchyms getreten. Dies ist, wie ich glaube, die Erklärung für das verschiedene Verhalten des Parenchyms in den Teilen desselben Tieres und die großen Unterschiede, welche man zwischen verschiedenen Arten findet.

So hat das Parenchym bei festsitzenden oder wenig sich bewegenden Formen im ganzen einen weichen und lockeren Bau, wie z. B. bei Didymozoon sphyraenae (nach BRANDES' Figuren, 1892) und Opisthotrema cochleare (nach FISCHER, 1883), während es bei lebhafteren Formen dichter und mehr faserig und widerstandsfähig ist, wie z. B. in dem fast freilebenden Tristomum molae und auch bei großen energischen Distomidae, wo es seinen ursprünglichen lockeren Bau verloren hat.

Dorso-ventrale Muskeln. In Nemat. molae sind die dorso-ventralen Muskeln nur schwach entwickelt. Einige zerstreute, hinter der Genitalpapille liegende Fasern waren alles, was wahrgenommen werden konnte.

Saugnapf. Der Saugnapf (Textfig. D9) ist ähnlich demjenigen anderer Distomidae; außer seiner Kleinheit ist nicht viel von ihm zu sagen. Innere und äußere Schichten von Quermuskeln sind schwach entwickelt erkennbar; die radiale Schicht ist etwas stärker.

Verdauungsapparat. (Taf. XXII, Fig. 23, 28, 30, 32, 33.)

Der Darmkanal ist gebaut nach dem gewöhnlichen Typus der Distomen und besteht aus dem Munde, dem Pharynx, dem Oesophagus und dem gabeligen Darme (Fig. 23). Besonders bemerkenswert ist die relative Kürze des Darmkanals im Vergleich zur ganzen Länge des Wurmes.

Der Mund, welcher von keinem Saugnapf umgeben ist, öffnet sich direkt in den birnförmigen Pharynx, dessen ganze Länge etwa 0,055 mm beträgt. Das Lumen desselben ist eng und mit einer überaus feinen homogenen Membran ausgekleidet. 5 oder vielleicht 6 getrennte Muskelschichten können in seiner Wand unterschieden werden (Fig. 30). Die innerste, welche am nächsten an der homogenen Membran liegt, ist eine dünne Lage von Ringmuskelfasern, die nächste besteht aus radiären Muskeln mit großen sogenannten Myoblasten und einer reichlichen Menge von Bindegewebe zwischen denselben. Zwischen den radiären Muskeln liegen ganz nahe an der Ringmuskelschicht einzelne Längsmuskelfasern, welche aber keine ununterbrochene Schicht bilden. Nach außen hin folgt eine relativ dicke Schicht von Ringmuskeln, außerhalb derselben eine wohlentwickelte Längsmuskelschicht, und darüber liegt vielleicht noch eine überaus dritte Lage von Ringmuskelfasern. Jedoch bin ich über diesen Punkt nicht sicher. Drüsenzellen, welche in den Mund oder Pharynx münden, wurden nicht gefunden.

Der enge Oesophagus scheint keine Muskelschicht zn besitzen, er ist innen ausgekleidet mit einer Art Syncytium, nämlich einer Schicht von Protoplasma, in welcher keine Zellgrenzen zu sehen sind, welche aber zahlreiche kleine Kerne enthält. Kurz vor dem ventralen Saugnapf öffnet er sich in den Darm, dessen beide Aeste bald hinter dem Beginn der Vasa deferentia enden (Fig. 23).

Der Bau der Darmschenkel ist sehr eigenartig (Fig. 33). Dieselben sind umgeben von einer dünnen Lage von Ringmuskeln und im Innern ausgekleidet durch ein Syncytium, welches ähnlich wie dasjenige des Oesophagus, aber bedeutend dicker ist und sehr zahlreiche große Kerne enthält (Fig. 32).

Es scheint, daß die Zellen fähig sind, sich aus dem Syncytium herauszulösen und frei und amöboid zu werden. Es wurde keine Nahrungssubstanz in dem Darme gefunden, aber viele solche freie Zellen, manchmal in so großer Zahl, daß sie das ganze Lumen ausfüllten, wo sie angehäuft waren. — In einigen derselben waren kleine Tröpfchen (Fett?) zu sehen. Voeltzkow hat „amöbenartige Epithelzellen“ in dem Darm von Aspidogaster conchicola beschrieben, welche die Blutkörperchen aus dem Körper des Wirtes aufzehren. Im vorliegenden Falle sind keine Blutkörperchen vorhanden, und können die Blutzellen nur flüssige Nahrung aufnehmen, welche durch die Wand der Cyste hindurch diffundiert ist. Vielleicht sind die Zellen nicht ganz frei, sondern durch feine Fortsätze

untereinander und mit der Wand verbunden, so daß ein schwammähnliches Gewebe entsteht.

Exkretionsapparat. (Taf. XXII, Fig. 23, Textfig. D.)

Ein einziger weiter, unregelmäßig gestalteter Kanal geht durch den Körper des Tieres in seiner ganzen Länge hindurch und mündet nach außen am Hinterende. Er gabelt sich eine kurze Strecke vor dem Bauchsaugnapf in 2 seitliche Aeste, welche hinter dem Gehirn enden. Wahrscheinlich öffnen sich zahlreiche Kanäle in diese eben genannten Sammelkanäle, ähnlich wie bei anderen Distomidae.

Die Wand des großen Exkretionskanals besteht nur aus einer homogenen Membran, welche an manchen Stellen dicker als an anderen ist. Kerne waren in ihr nicht zu finden, ebensowenig ließen sich Muskelfasern nachweisen.

Nervensystem.

Die Kontur des Gehirnes ist an Fig. 28, Taf. XXII, zu sehen. Das Gehirn besteht aus 2 Ganglien, eines auf jeder Seite des Oesophagus, welche durch eine dicke dorsale Kommissur verbunden sind. Von jedem Ganglion gehen mindestens 2 Paar Nerven ab; ein Paar nach vorn, ein Paar nach hinten. Der weitere Verlauf dieser Nerven konnte bei dem mangelhaften Erhaltungszustand des Materials nicht verfolgt werden; man konnte aber die Ganglien selbst durch die quergetroffenen Fibrillen leicht von dem sie umgebenden Gewebe unterscheiden. Viele große Ganglienzellen liegen an ihren Rändern und ebenso an den Rändern der Kommissur. Genaueres ließ sich nicht erkennen.

Genitalapparat.
(Taf. XXI, Fig. 19, 21; Taf. XXII, Fig. 23, 25, 27, 29.)

Wegen der außerordentlichen Länge des Wurmes konnte ich kein vollständiges Bild des Genitalapparates bekommen. Es war ganz unmöglich, eine komplette Schnittserie von dem 1—1,5 mm langen Wurm zu machen. In den vielen durch verschiedene Körperteile gemachten Schnitten war die Region des Ootypes und der Schalendrüsen nicht getroffen, jedoch läßt sich genug erkennen, um festzustellen, daß der wesentliche Bau des Apparates nicht verschieden ist von dem der Distomidae. Wie diese ist das Tier Zwitter.

Männlicher Apparat (Fig. 23, Taf. XXII). Die 2 Testes sind lange, schlauchähnliche, sich durch das Tier schlängelnde Körper. Die Testes gehen allmählich in die Vasa deferentia über. Die Vasa deferentia sind Gänge von gleichem Diameter mit den Testesschläuchen und treten nach vielen Windungen zu einem einzigen Gang zusammen, der auf der Spitze der Genitalpapille sich öffnet. Der gemeinsame Teil ist an seinem Anfang angeschwollen und bildet so eine Art Samenreservoir. Ein besonderer Penis ist nicht vorhanden, obgleich wahrscheinlich der Endteil des Ausführungsganges sich umstülpen und einen funktionellen Penis bilden kann.

Die Wände der Vasa deferentia sind dick und muskulös (Fig. 29). Jeder Gang ist von einer homogenen Membran umgeben und von einer inneren Schicht starker Ringmuskelfasern und einer äußeren Schicht schwacher Längsfasern eingehüllt.

Der Bau der Testes bietet nichts Besonderes; Spermatozoa in verschiedenen Stadien der Entwickelung sind darin vorhanden.

Weiblicher Apparat. Das lange, einfache, schlauchähnliche Ovarium ist, wie die Testes, durch den ganzen Körper geschlängelt. Wie oben bemerkt, war das Ootyp und sein Uebergang in den Uterus nicht zu finden, aber daß das Organ ein wirkliches Ovarium ist, läßt sich bei der Aehnlichkeit seines Baues mit dem anderer Distomidae nicht bezweifeln. Es ist meist ein nahezu solides Rohr, durch dessen Mitte nur ein enger Hohlraum zieht, der offenbar als Ausführungsgang der Eier dient. Von der äußeren Wand nach der Mitte hin findet man die fortschreitenden Stadien der Eientwickelung.

Der Uterus ist als sehr geräumiges Rohr durch den ganzen hinteren Körper in Schleifen verbreitet und an manchen Stellen so mit Eiern gefüllt, daß er aus dem eigentlichen Körper in unregelmäßigen Wülsten hervorragt (Fig. 25, Taf. XXII). Nach dem vorderen Ende nimmt er allmählich an Dicke ab und läuft ventral von dem gemeinsamen Vas deferens nach der Genitalpapille, wo er unmittelbar hinter der männlichen Oeffnung mündet. — Die Struktur des Uterus ist ähnlich wie die der Vasa deferentia, aber die Muskelschichten sind schwächer entwickelt. Zahlreiche Nuclei sind gewöhnlich um die äußere Muskelschicht gehäuft (Fig. 27). Gelegentlich lassen sich Drüsenzellen an seiner Wand erkennen, wie sie bei vielen anderen Distomidae vorkommen.

Ungeheure Mengen von Eiern verschiedener Entwickelungsstadien sind in dem Uterus angehäuft. Die reifen Eier (Fig. 27)

messen nur 0,02 mm in der Länge und 0,015 mm in der Breite[1]); sie sind ohne Filament und ohne besonderen „Deckel“, obgleich sie, wenn sie durch einen leichten Druck gepreßt sind, immer an einem Ende aufreißen, wo wahrscheinlich ein schwächerer Chitingürtel die Schale umgibt. Mengen von Spermatozoiden sind auch in dem Uterus vorhanden, besonders in einem Teil, welcher, wie ich glaube, nicht weit von dem Ootyp entfernt ist und in dem viele Eier noch unbefruchtet sind (Fig. 21, Taf. XXI).

Vitellaria. Es sind 2 Dotterstöcke vorhanden, auch schlauchförmig, welche die Testes und den Uterus in ihren Windungen durch den Körper begleiten. Ihr Bau ist sehr ähnlich dem des Ovarium, d. h. ein nahezu solides Rohr mit einem kleinen Hohlraum, in welchem die reifen Dotterzellen zerfallen.

Bemerkenswert ist die winzige Kleinheit der einzelnen Dotterzellen. Wie bei dem Ovarium findet man die reifen Zellen auf den Querschnitten des Schlauches nach der Mitte hin liegend; Fig. 19, Taf. XXI, zeigt einige reife Dotterzellen bei starker Vergrößerung (Zeiß, Ok. 12, Obj. $^1/_{12}$).

Stellung im System.

Ursprünglich hat Van Beneden Nematobothrium als ein besonderes Genus unter seine Distomidés gestellt. Später (1888) brachte Monticelli das Genus unter die Monostomeae in seine zweite Subfamilie Didymozoonidae, welche die zwei Genera enthält:

Didymozoon Taschenberg und

Nematobothrium Van Ben.,

Intestino manca, Faringe manca(?) Corpo allungatissimo gordiiforme.

Braun, in Bronns Klassen und Ordnungen, behält Nematobothrium unter den Didymozoonidae, aber faßt diese als eine eigene Familie auf, getrennt von den Monostomidae. Jetzt aber ist es klar, daß Nematobothrium den Distomidae näher steht als den Didymozoonidae, obgleich die Morphologie der letzten Familie noch sehr im Dunkel ist. Ich würde daher

1) Nach Ed. Van Beneden sind die Eier von Nemat. filarina fast von derselben Größe: „The egg is of extraordinary minuteness of oval form; its long axis measures barely 0,027 mm, its small axis reaches about 0,020 mm.“ (Quart. Journ. micr. Sci., Vol. X, 1870, p. 136.)

vorschlagen, Nematobothrium unter die Distomidae als selbständiges Subgenus mit folgender Diagnose zu stellen:

Nematobothrium Van Ben., 1858.

Sehr langgestreckte Distomidae; mit einem kleinen birnförmigen Pharynx; keinem besonders entwickelten Mundsaugnapf; Mund an der vorderen Spitze; sehr kleiner Bauchsaugnapf, nicht weit vom Munde entfernt; einfach gegabelter Darm; exkretorischer Kanal am vorderen Ende gegabelt, aber ohne Vereinigung der Aeste über dem Pharynx; Hermaphroditen, ein langes, schlauchförmiges Ovarium, 2 lange, schlauchförmige Vitellaria; Eier ohne Filament; 2 lange, schlauchförmige Testes; ohne besonderen Penis; Genitalgänge öffnen sich getrennt auf einer Papille etwas hinter dem Mund. Laurerscher Kanal?

Die Tiere leben paarweise eingekapselt auf den Kiemen oder im Fleisch von Seefischen.

Species.	Wirt.
Nematobothrium filarina Van Ben.	Sciaena aquila
Nematobothrium guernei? Moniez[1]	Thynnus oblonga
Nematobothrium molae n. sp.	Orthagoriscus mola
Nematobothrium (Didymozoon) benedeni Montic.	„ „
Nematobothrium (Didymozoon) taenioides Montic.	„ „

Vielleicht ist Nematobothrium benedeni Montic. synonym mit Nemat. molae, aber Prof. Monticelli, dem ich die Cysten meiner Exemplare zeigte, hielt sie für eine neue Art von Didymozoon. — Selbstverständlich ist Nemat. taenioides nur provisorisch hier unter Nematobothrium gestellt.

Jena, Zoologisches Institut, im Juni 1903.

---

1) Es ist sehr zweifelhaft, ob das von Moniez beschriebene Nemat. guernei mit Nematobothrium unter die neue Diagnose gestellt werden soll. Moniez selbst fand keinen ventralen Saugnapf und betrachtet scheinbar das Tier als nicht wesentlich verschieden von Taschenbergs Didymozoon. Seine Theorie von dem möglichen Vorhandensein einer „alternance de générations" erfordert neue Untersuchungen.

Literaturverzeichnis.

Van Beneden, P. T., Mémoire sur les vers intestinaux, Paris 1858.

— et Hesse, Rech. sur les Bdellodes et les Trématodes marins, 1862.

Van Beneden, E., On the embryonic form of Nematobothrium filarina Van Ben. Quart. Journ. micro. Sci. Vol. X, 1870.

Brandes, G., Zum feineren Bau der Trematoden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LIII, No. 4, 1892.

— Fridericianella ovicola n. g. n. sp. Abhandl. d. Naturforsch. Ges. zu Halle, Bd. XX, 1894.

Braun, M., Trematodes, in Bronns Klassen und Ordnungen, 1893.

— Die tierischen Parasiten des Menschen, 3. Aufl., 1903.

Diesing, K. M., Revision der Myzhelminthen, Abt. Trematoden. Sitzungsber. d. math.-naturw. Klasse d. K. Akad. d. Wiss. Wien, 1858.

Fischer, P. M., Ueber den Bau von Opisthotrema cochleare. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XL, 1883.

Goto, S., Studies on the ectoparasitic Trematodes of Japan. Journ. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo, Vol. VIII, 1894.

— Notes on some exotic species of ectoparasitic Trematodes. Ibid., Vol. XII, 1890/1900.

v. Graff, Monographie der Turbellaria, II, Tricladida terricola, 1899.

Hesse, R., Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. II. Die Augen der Plathelminthen. Tübinger Zool. Arbeiten, Bd. II, No. 5, 1897.

Jägerskiöld, L. A., Ueber Monostomum lacteum. Festskrift för Lilljeborg.

Katharines, L., Die Gattung Gyrodactylus v. Nrdm. Arb. a. d. zool.-zoot. Institut Würzburg, Bd. X, 1895.

v. Linstow, Beobachtungen an Helminthenlarven. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXIX.

— Neue Beobachtungen an Helminthen. Arch. f. Naturgesch. (Troschel), Bd. I, 1878.

Looss, A., Zur Frage nach der Natur des Körperparenchyms bei den Trematoden. Ber. d. K. Sächs. Gesellsch. d. Wiss., math.-phys. Klasse, 1893.

Maclaren, Norman, Ueber die Haut der Trematoden. Zool. Anz., Bd. XXVI, No. 702, 1903.

Moniez, R., Sur les différences extérieures que peuvent présenter les Nematobothrium, à propos d'une espèce nouvelle. Compt. rend. de l'Acad. d. Sci. d. Paris, T. III, 1890.

MONTICELLI, F. S., Saggio di una morfologia dei Trematodi, Napoli 1888.
— Ancyrocephalus paradoxus CREPL. e revisione del genere Tetraonchus. DIES. Boll. d. Soc. di Natur. in Napoli, 1889.
— Note elmintologiche. Ibid. 1890.
— Di alcuni organi di tatto nei Tristomidi. Ibid. 1891.
— Studii sui Trematodi endoparassiti. Zool. Jahrb., Supplement III, 1893.
PARONA e PERUGIA, Di alcuni Trematodi parassiti di pesci marini. Ann. Mus. civ. di Genova, 1889.
— Nuove osservazioni sull' Amphibdella torpedinis CHAT. Ibid. 1890.
STOSSICH, M., Saggio di una Fauna elmintologica di Trieste e provincie contermini, Trieste 1898.
TASCHENBERG, E. O., Didymozoon, eine neue Gattung in Cysten lebender Trematoden. Zeitschr. f. d. ges. Naturw., Bd. LII, 1879.
VOELTZKOW, A., Aspidogaster conchicola. Arb. a. d. zool.-zoot. Inst. Würzburg, Bd. VIII. (Diss. Wiesbaden 1888.)
VOGT, C., Ueber die Fortpflanzungsorgane einiger ektoparasitischer mariner Trematoden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXX, Supplement, 1878.
WACKE, R., Beiträge zur Kenntnis der Temnocephalen. Zool. Jahrbücher, Supplement, Bd. VI, 1902.
WAGENER, G., Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Eingeweidewürmer. Natuurk. Verh. v. d. holland. Maatsch. d. Wetensch. te Haarlem, 1857.
— Helminthologische Bemerkungen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. IX, 1858.
WEDL, C., Anatomische Beobachtungen über Trematoden. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Klasse, Bd. XXVI, Heft 1, 1857.

Die Schrift von G. SAINT-REMY, Complément du synopsis des Trématodes monogénèses (Archives de Parasitologie, T. I, 1898) war mir leider nicht zugänglich.

Auf die kürzlich erschienene Publikation von V. ARIOLA, Contributo per una monographia dei Didymozoon. I. Didymozoon parassiti del tonno (Arch. parasitol., T. VI, 1902) wurde ich zu spät aufmerksam, als daß ich sie noch hätte berücksichtigen können. Sie betrifft die auf Thynus vorkommenden Didymozoon-Arten. (Referat von M. BRAUN im Zoolog. Centralbl., 14. August 1903, p. 533.)

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen.

a Augen.
alm äußere Längsmuskeln.
apg vorderer prostatischer Gang.
apr vorderes prostatisches Reservoir.
bej Bulbus ejaculatorius.
bm Basalmembran.
c Cuticula.
chs Chitinstab.
d Darm.
dej Ductus ejaculatorius.
dg Dottergang.
dm Schrägmuskeln.
do Dornen.
dst Dotterstock.
dvm Dorsoventralmuskeln.
ec exkretorischer Kanal.
ga Genitalatrium.
gh Gehirn.
ilm innere Längsmuskeln.
kdr Kopfdrüsen.
kie Kiemen.
lm Längsmuskeln.
mej Musculi ejectores.
mre Musculi retractores.
oe Oesophagus.
ov Ovarium.
pd Prostatische Drüsen.
pe Penis.
peh Penishülle.
ppr hinteres prostatisches Reservoir.
r Ringmuskeln.
rs Receptaculum seminis.
schd Schalendrüsen.
schwd Schwanzdrüsen.
sp Sphincter des Genitalatriums.
te Testis.
ut Uterus.
vd Vas deferens.
ve Vas efferens.
vg Vagina.

Tafel XX.

Fig. 1. Diplectanum aequans. Nach einem mit Boraxkarmin gefärbten Totalpräparat gezeichnet. Die Dotterfollikel sind seitlich durch den ganzen Körper verbreitet. Natürliche Länge 1,5 mm.

Fig. 2. Diplectanum aequans. Schema des Genitalapparates. Lage nach einem Totalpräparat gezeichnet, Details nach Schnitten kontrolliert. Natürliche Länge 0,725 mm.

Fig. 3. Diplectanum aequans. Idealer Längsschnitt durch die Gegend des Genitalatriums, nach Schnitten rekonstruiert. Die verschiedenen Organe sind auf eine Ebene projiziert.

Fig. 4. Diplectanum aequans. Schnitt durch Mund, Pharynx und Oesophagus (*oes*).

Fig. 5. Diplectanum aequans. Mund von unten gesehen.

Fig. 6. Diplectanum aequans. Einer der 4 großen Haken.

Fig. 7. Diplectanum aequans. Längsschnitt durch den dorsalen Teil des Körpers mit den Dotterfollikeln (*dst*).

Fig. 8. Diplectanum aequans. Rhabditen (Rhammiten), in einem Kopfdrüsengang liegend. Zeiß, Ok. 4, Obj. $^1/_{12}$.

Fig. 9. Diplectauum aequans. Schwanzende eines Macerationspräparates. *schd* Schwanzdrüsen, *dp* Teil der Kontur der mit Dornen besetzten Platte.

Fig. 10a. Diplectanum aequans. Längsschnitt der ventralen Körperwand. Fig. 10b. Schema der ventralen Körperwand. *c* Cuticula, *bm* Basalmembran, *r* Ringmuskeln, *alm* äußere Längsmuskeln, *dm* Schrägmuskeln, *ilm* innere Längsmuskeln.

Fig. 11. Diplectanum aequans. Seitenschnitt des Pharynx, die Radial- und Ringmuskeln zeigend.

Fig. 12. Diplectanum aequans. Chitinstab des Hakenapparates.

Tafel XXI.

Fig. 13. Diplectanum aequans. Längsschnitt eines in situ zwischen den Kiemenblättchen getöteten Exemplares. *kie* Kiemen des Fisches, *chs* quergetroffener Chitinstab, *schwd* Schwanzdrüsen, *k* große Kerne, *do* Dornen.

Fig. 14. Diplectanum aequans. Längsschnitt des Uterus. *rm* Ringmuskeln, *hm* homogene Membran. Zeiß, Ok. 3, Obj. $^1/_{12}$.

Fig. 15. Diplectanum aequans. Längsschnitt (nicht genau median) durch den Bulbus (*bej*) und den Ductus ejaculatorius (*dej*). *vk* ventrale Körperwand, *bp* Basis des Penis, *mej* Musculi ejectores. Zeiß, Ok. 2, Obj. $^1/_{12}$.

Fig. 16. Diplectanum aequans. Querschnitt des Kopfes durch das vordere Augenpaar. *gh* Gehirn, *kdr* Kopfdrüsen, *ph* Pharynx, tangential getroffen.

Fig. 17. Nematobothrium molae. Eine kleine Cyste. Vergr. $1^1/_2$. *k* ein Stückchen der Kieme, *c* Cyste.

Fig. 18. Diplectanum aequans. Längsschnitt durch das vordere prostatische Reservoir. *gq* Gürtel der gelben Körnchen, *sk* schwarze Körner auf der Dorsalseite. Zeiß, Ok. 2, Obj. E.

Fig. 19. Nematobothrium molae. Spitze einer Gruppe reifer Dotterzellen. Zeiß, Ok. 12, Obj. $^1/_{12}$.

Fig. 20. Diplectanum aequans. Querschnitt durch die Region des Ovariums. *dvm* Dorsoventralmuskeln, *d* Darm mit Dotterkörnchen, *vg* Vagina mit chitinöser Wand (gelb).

Fig. 21. Nematobothrium molae. Reife Eier im Uterus. *s* Spermatozoid. Zeiß, Ok. 12, Obj. $^1/_{12}$.

Fig. 22. Diplectanum aequans. Lateralschnitt durch das vordere prostatische Reservoir. *sm* schräg laufende Muskelfasern, *sk* schwarze Körner auf der Dorsalseite. Zeiß, Ok. 4, Obj. $^1/_{12}$.

Tafel XXII.

Fig. 23. Nematobothrium molae. Vorderende nach Schnitten rekonstruiert. *vd* Vas deferens, *ut* Uterus, *sau* Saugnapf, *oe* Oesophagus, *ec* exkretorischer Kanal.

Fig. 24. Nematobothrium molae. Parenchym des hinteren Körperteils, nach einem Querschnitt gezeichnet. [Heiße, fast kochende konzentrierte Sublimatlösung, Hämatoxylin (Delafield), Orange G.] Zeiß, Ok. 2, Obj. $^1/_{12}$.

Fig. 25. Nematobothrium molae. Stück des mittleren Teiles des Wurmes, nach einem Totalpräparat gezeichnet. *ut* Uterus.

Fig. 26. Nematobothrium molae. Muskulatur der Körperwand, nach einem Tangentialschnitt gezeichnet. Zeiß, Ok. 4, Obj. $^1/_{12}$.

Fig. 27. Nematobothrium molae. Längsschnitt des Uterus. *ei* Eier, *rm* Ringmuskeln, *lm* Längsmuskeln, *n* Nuclei.

Fig. 28. Nematobothrium molae. Querschnitt der Gehirnregion. *gh* Gehirn, *oe* Oesophagus, *vd* Vas deferens, *ut* Uterus.

Fig. 29. Nematobothrium molae. Längsschnitt des Vas deferens. *rm* Ringmuskeln, *lm* Längsmuskeln.

Fig. 30. Nematobothrium molae. Querschnitt durch die Region des Pharynx.

Fig. 31. Nematobothrium molae. Querschnitt der lateroventralen Körperwand, nicht weit von dem Saugnapf entfernt. Zeiß, Ok. 4, Obj. $^1/_{12}$.

Fig. 32. Nematobothrium molae. Seitlicher Längsschnitt der Darmwand. *n* Nuclei des Syncytiums, *rm* Ringmuskeln. Zeiß, Ok. 4, Obj. $^1/_{12}$.

Fig. 33. Nematobothrium molae. Querschnitt des Darmschenkels. *rm* Ringmuskeln, *fn* freie amöboide Zellen, *syn* Syncytium. Zeiß, Ok. 4, Obj. $^1/_{12}$.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 2572

Die moderne Weltanschauung und der Mensch. Sechs öffentliche Vorträge. Von Dr. **Benjamin Vetter,** weil. Prof. an der Kgl. sächs. techn. Hochschule in Dresden. Mit einem Vorwort des Herrn Prof. Dr. E. Haeckel in Jena. Vierte Auflage. 1902. Preis: steif brosch. 2 Mark, geb. 2 Mark 50 Pf.

Jenaische Zeitung vom 28. April 1901:

Ein Buch, das mit allem Feingefühl und aller Achtung vor dem Bestehenden dennoch volle Ueberzeugungstreue verbindet und daher wohltuend wirkt auf die Gleichgesinnten sowohl wie auf die Andersdenkenden . . .

Geologische Heimatskunde von Thüringen. Von Dr. **Joh. Walther,** Professor an der Universität Jena. Zweite vermehrte Auflage. Mit 120 Leitfossilien in 142 Figuren und 16 Text-Profilen. 1903. Preis: brosch. 3 Mark, geb. 3 Mark 50 Pf.

Der Indo-australische Archipel und die Geschichte seiner Tierwelt. Nach einem Vortrag auf der Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in Karlsbad am 22. Sept. 1902 gehalten, in erweiterter Form herausgegeben von **Max Weber,** Professor in Amsterdam. Mit einer Karte. 1903. Preis: 1 Mark.

Vorträge über Descendenztheorie, gehalten an der Universität Freiburg i. B. Von Prof. **August Weismann.** Mit 3 farbigen Tafeln und 131 Textfiguren. 2 Bände. Preis: 20 Mark, eleg. geb. 22 Mark 50 Pf.

Inhalt: Allgemeine und historische Einleitung. — Das Prinzip der Naturzüchtung. — Die Färbungen der Tiere und ihre Beziehungen auf Selektionsvorgänge. — Eigentliche Mimicry. — Schutzvorrichtungen bei Pflanzen. — Fleischfressende Pflanzen. — Die Instinkte der Tiere. — Lebensgemeinschaften oder Symbiosen. — Die Entstehung der Blumen. — Sexuelle Selektion. — Intraselektion oder Histonalselektion. — Die Fortpflanzung der Einzelligen. — Die Fortpflanzung durch Keimzellen. — Der Befruchtungsvorgang bei Pflanzen und Einzelligen. — Die Keimplasmatheorie. — Regeneration. — Anteil der Eltern am Aufbau des Kindes. — Prüfung der Hypothese einer Vererbung funktioneller Abänderungen. — Einwürfe gegen die Nichtvererbung funktioneller Abänderungen. — Germinalselektion. — Biogenetisches Gesetz. — Allgemeine Bedeutung der Amphimixis. — Inzucht, Zwittertum, Parthenogenese und asexuelle Fortpflanzung und ihr Einfluss auf das Keimplasma. — Medium-Einflüsse. — Wirkungen der Isolierung. — Bildung abgegrenzter Arten. — Artenentstehung und Artentod. — Urzeugung und Schluss.

Der Neo-Lamarckismus und seine Beziehungen zum Darwinismus. Vortrag gehalten in der allgemeinen Sitzung der 74. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in Karlsbad am 26. September 1902. Mit Anmerkungen und Zusätzen. Von Dr. **Richard v. Wettstein,** Professor an der Universität Wien. 1902. Preis: 1 Mark.

Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der niederen Wirbeltiere in systematischer Reihenfolge und mit Berücksichtigung der experimentellen Embryologie. Von Dr. **Heinrich Ernst Ziegler,** Professor an der Universität Jena. Mit 327 Abbildungen im Text und einer farbigen Tafel. Preis: 10 Mark, geb. 11 Mark.

Ueber den derzeitigen Stand der Descendenzlehre in der Zoologie. Vortrag gehalten in der gemeinschaftlichen Sitzung der naturwissenschaftlichen Hauptgruppe der 73. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte zu Hamburg am 26. September 1901, mit Anmerkungen und Zusätzen herausgegeben von Dr. **Heinrich Ernst Ziegler,** Prof. an der Universität Jena. 1902. Preis: 1 Mark 50 Pf.

☞ **Diesem Hefte liegen Prospekte der Verlagsbuchhandlungen Ferd. Enke, Stuttgart und R. Oldenbourg, München, welche geneigter Beachtung empfohlen werden.**

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 2572

6692

Jenaische Zeitschrift

für

NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft

zu Jena.

Achtunddreissigster Band.

Neue Folge, Einunddreissigster Band.

Viertes Heft.

Mit 6 Tafeln und 17 Figuren im Text.

Inhalt.

Preis: 13 Mark.

Jena,

Verlag von Gustav Fischer.

1904.

[S]endungen an die Redaktion erbittet man durch die Verlagsbuchhandlung

Ausgegeben am 21. April 1904.

Sechs Fälle von linksseitigem Zwerchfellsdefekt.

Von

W. v. Gößnitz,

approb. Arzt und Assistent am pathologischen Institut zu Jena.

Mit 13 Figuren im Text.

Einleitung.

Den Mißbildungen ist von jeher ein großes Interesse bezeugt worden, und von alters her staute sich die kasuistische Literatur an.

Schon zu Anfang des vorigen Jahrhunderts entstanden größere Sammelwerke, wie sie uns besonders von MECKEL, GEOFFROY ST. HILAIRE, vornehmlich aber dem Sohne des letzteren überkommen sind. Dieser machte uns in seiner „Traité de tératologie" (148) in umfassender Weise mit dem Begriffe der Entwickelungshemmung bekannt.

Bei den die Kritik als Hemmungsbildung passierenden Gebilden blieb bei der speziellen Einordnung häufig noch die Frage offen: Hemmungsbildung im ontogenetischen oder phylogenetischen oder gar in gemeinsamem Sinne?

Man vergaß nicht, was in das Gebiet der Entwickelungsmechanik gehört, daß ein in irgend einem Stadium der ontogenetischen Entwickelung gehemmtes Organ stets weiterhin unter den modifizierenden Druck- und Zugkräften der anderen vielfach sich wandelnden Organe verharrt. Es kommt zu der Hemmung somit noch eine weder ontogenetisch noch phylogenetisch zu deutende Gestaltung hinzu.

Hiermit werden besonders die im Sinne beider erstgenannten Disziplinen arbeitenden Forscher stets zu rechnen haben und verdoppelte Zurückhaltung bei ihren Schlüssen bewahren. Auch ich war mir dieser Bedenken wohlbewußt, als ich gelegentlich einer Studie über die Phylogenie der Zwerchfellmuskulatur als meinen Erörterungen nicht widersprechend aus der Literatur einen

Fall von kongenitaler Hemmung dieses Muskels, sogenannter „Hernia", anführte (157). Um so willkommener war es mir daher, als mir von meinem späteren Chef, Herrn Geheimrat W. Müller, einige Fälle des hiesigen Pathologischen Institutes überlassen wurden. Mit ihrer Hülfe wurde es mir möglich, unter Berücksichtigung der einschlägigen Literatur, diese Anomalie auf ihren teratologischen Wert zu prüfen. Und schließlich konnte ich einen beträchtlichen Teil dieser Fälle absondern, bei denen ein in gewisser Regelmäßigkeit wiederkehrendes Prinzip als unterstützend für meine Anschauungen anzuführen wäre. Dieser meiner ersten Arbeit eine ergänzende Fortsetzung folgen zu lassen, durfte ich um so eher wagen, als damit eine Prüfung der Resultate meiner früheren Untersuchung gegeben war.

Es handelt sich um folgende 6 Fälle, von denen mir 5 als Spiritus- resp. Formolpräparate vorlagen. Bei diesen wurde das Sektionsprotokoll ergänzt und erweitert durch eigene Aufzeichnungen. Von dem letzten Fall stand mir nur das Protokoll des hiesigen Pathologischen Institutes zur Verfügung. Im Interesse der Erhaltung der Präparate konnten einige speziellere Einzelheiten nicht verfolgt werden.

Beschreibung der eigenen Fälle.

Fall I. R., totgeborener Knabe, reifes Kind. 1903, No. 103, 18. III. Fig. 1—3.

Proportioniert, mittelgenährt, Haar blond, 12 mm, Kopfknochen fest, verschieblich. Pupillen mittelweit, gleich, Iris blau. Lippen blau. Thorax symmetrisch, Bauch flach. Am Nabel ein 120 mm langes, unterbundenes, blaßgelbes Stück der Nabelschnur. Penis 35 mm lang, 14 mm dick. Die Eichel in den vorderen $^2/_3$ des Umfanges narbig verwachsen. Hodensack kaum angedeutet, keine Spur der Afteröffnung. Die rechte Hand volarwärts flektiert, die linke geradestehend, aber mit doppeltem Daumen versehen; an den gemeinsamen Metacarpus setzt sich der zweite 10 mm lange, 2 Phalangen und einen normal gebildeten Nagel aufweisende 2. Daumen an. Doppelseitiger Hackenfuß.

Unterhautfett sehr spärlich, Nabelvene offen, nur die rechte Nabelarterie entwickelt, die linke einen dünnen, gelblichweißen Strang bildend.

Zwerchfell rechts am 5. Rippenknorpelansatz, seine linke Hälfte fehlt. Thymus groß, rotbraun, Läppchen deutlich, vereinzelte Suggilationen ihrer Kapsel.

Herzbeutel nach rechts von der Mittellinie gelegen, im Innern wenige Tropfen gelber, klarer Flüssigkeit.

Rechte Lunge sehr klein, im rechten Bronchus eine geringe Menge grauweißen Schleimes, keine Spur von Gas.

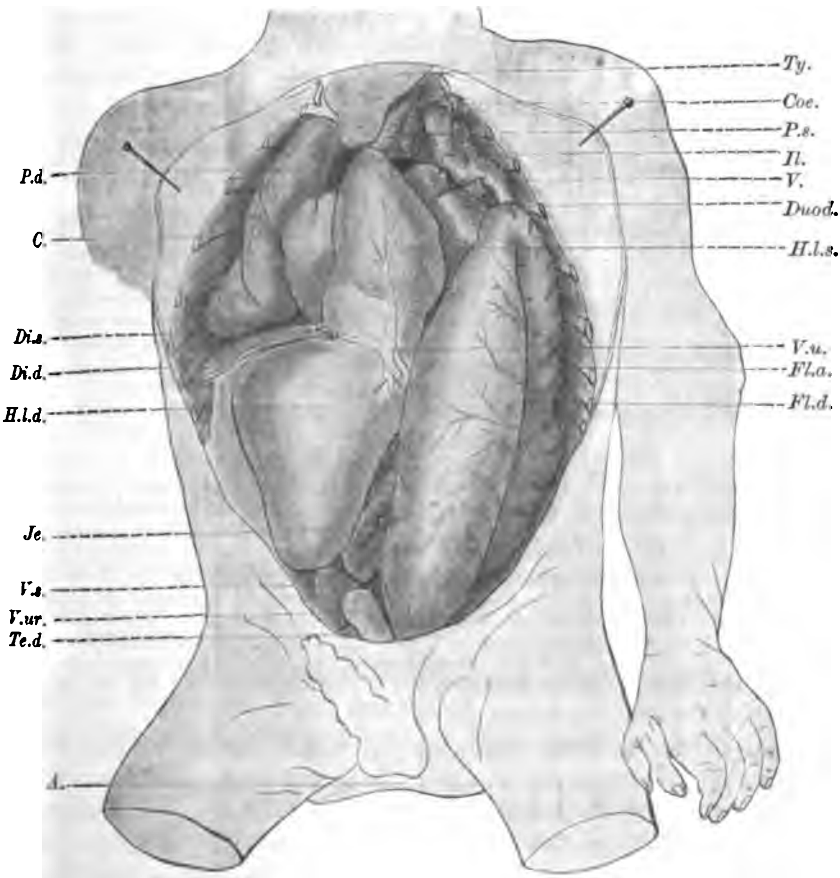


Fig. 1. Situs viscerum bei Kind R. $^2/_3$ der nat. Gr. Vordere Bauchwand in der Mittellinie eröffnet; das Sternum samt den Rippenknorpeln entfernt; die Brustwand nach den Seiten auseinandergezogen (die r. Lunge ist zu groß gezeichnet). *C.* Herz resp. Herzbeutel, *Ty.* Thymus, *P.d.* rechte Lunge, *P.s.* linke Lunge, *Di.s.* linker, *Di.d.* rechter Zwerchfellmuskel, *H.l.d.* rechter, *H.l.s.* linker Leberlappen, *V.* Magen, *Duod.* Duodenum, *Je.* Jejunum, *Il.* Ileum, *Coe.* Coecum mit Wurmfortsatz, *Fl.a.* aufsteigende, *Fl.d.* absteigende Schlinge der Flexur, *V.u.* Vena umbilicalis, *V.s.* Samenblase, *V.ur.* Harnblase, *Te.d.* rechter Hoden, *A.* Stelle der fehlenden Afteröffnung.

Die Pleura mediastinica der linken Seite durch den Cardiateil des Magens stark nach rechts gedrängt. Der auf der Außenseite von der rechten Mediastinalpleura bekleidete Bruchsack hinter dem Oesophagus in einer Länge von 40 mm zwischen diesem einerseits, Wirbelsäule und Aorta descendens andererseits gelegen. Die bohnengroße, dem Magenfundus anliegende Milz, liegt zusammen mit noch einem Teile des Pankreas in diesem Pleuranebensacke vorwiegend in der Mittellinie des Körpers.

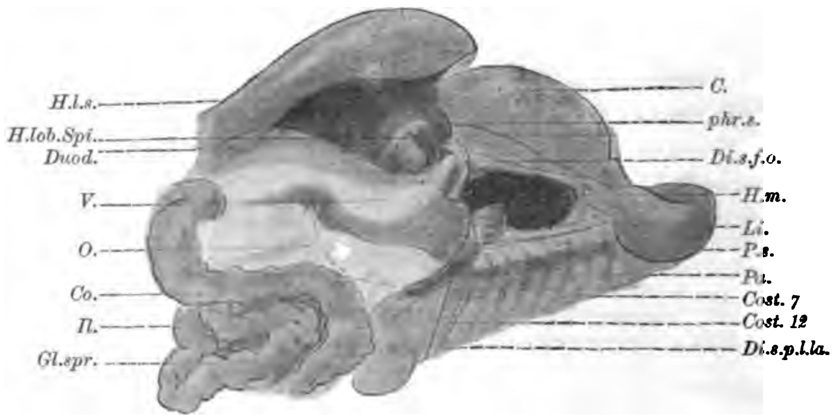


Fig. 2. (Fall R.) $^2/_3$ der nat. Gr. Das Mediastinum von der linken Pleurahöhle aus gesehen. Die Leber sowie der stark kaudalwärts gezogene Magen sind nach rechts umgeschlagen, ebenso sind das stark erweiterte Duodenum sowie alle in die Pleurahöhle dislozierten Baucheingeweide aus derselben herausgezogen. Durch Kaudalwärtsverlagerung der im Pleurasacke befindlichen Milz, Pankreas und Fundusteil des Magens wurde die linke Zugangsöffnung (*H.m.*) freigelegt. *H.lob.Spi.* Lobus Spigelii der Leber, *O.* Omentum majus, *Co.* Colon, *Gl.spr.* Nebenniere, *Pa.* Pankreas, *phr.s.* linker Nervus phrenicus, *Li.* Milz, *Cost.7*, *Cost.12* 7. und 12. Rippe, *Di.s.f.o.* linker Zwerchfellschenkel für das Foramen oesophageum, *Di.s.p.l.la.* seitlicher Lumbalabschnitt der linken Zwerchfellhälfte (die übrigen Abkürzungen wie bei Fig 1).

Dicht neben dem Ursprunge der linken Carotis befindet sich in der linken Pleurakuppe die nach rechts vorn gedrehte ungelappte, höchstens leicht gekerbte, ungewöhnlich kleine, fast bohnengroße linke Lunge. Die sehr große Leber (100 : 35) erstreckt sich vom rechten Darmbeinkamm in die linke Pleurahöhle, und zwar mit dem größten Teile des linken Lappens. Das Ligamentum suspensorium verläuft von rechts oben nach links unten. Die Gallenblase ist mit dem sehr erweiterten Duodenum kurz verwachsen.

Dem linken Leberlappen liegt ein vom Sternum und Proc. xiphoides entspringendes, gefaltetes, sagittal zur Wirbelsäule hin

verlaufendes schmales, aber dickes Muskelbündel an, von dem aus eine bindegewebige Schicht (Rest des Centrum tendineum l.?) sich vorn auf den linken Leberlappen fortsetzt. Der diesen Rest des vorderen Teiles der l i n k e n D i a p h r a g m a m u s k e l h ä l f t e versorgende N. phrenicus gibt auch einen Ast an den Lumbalteil ab, der, soweit es sich feststellen ließ, Aorta und Oesophagus umschlossen hielt und außerdem ein Bündel zur 12. Rippe entsendete. Die Pleura geht vorn und an den Seiten glatt in das Peritoneum über, ohne daß die theoretischen Muskelursprungsstellen des Costalteils irgendwie gekennzeichnet wären.

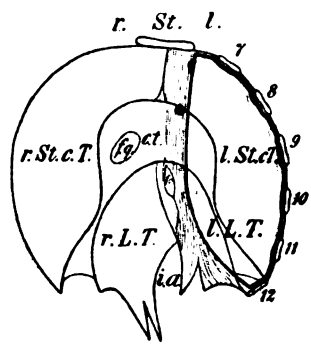


Fig. 3. Skizze des Zwerchfelldefektes (Fall R.). Das Zwerchfell von unten gesehen; der Defekt ist dick umrandet; der Verlauf der restierenden Muskulatur ist durch feine Strichelung gekennzeichnet. Der dicke Punkt entspricht der Eintrittsstelle des N. phrenicus sinister. Die Zahlen geben die Rippenknorpelansätze des Muskels an. *r.* rechts, *l.* links, *St.* Sternum, *i.a.* Incisura aortica, *f.q.* Foramen quadrilaterum, *f.o.* Foramen oesophageum, *r.St.c.T.* rechter, *l.St.c.T.* linker Sternocostalteil, *r.L.T.* rechter, *l.L.T.* linker Lumbalteil der Zwerchfellmuskulatur.

Der Anfang des Jejunum entspringt scharf abgesetzt mit einem Durchmesser von 6 mm an dem auf 37 mm Durchmesser erweiterten Duodenum und ist an der Ursprungsstelle, wie nach Einschnitt mit der Sonde festgestellt wird, verschlossen. Das große Netz, Dünndarm bis auf den Beginn des Jejunum, Coecum, der 16 mm lange Wurmfortsatz, der größte Teil des Dickdarmes bis etwa zum Beginn des Colon descendens liegen in dem der linken Pleurahöhle entsprechenden Abschnitte der linken Pleuroperitonealhöhle.

Der größte Teil des Dickdarmes ist blaßgelb, 8 mm im Durchmesser. Das Colon descendens grau durchscheinend, 12 mm im Durchmesser. Der Dickdarm bildet, tief unten in der Bauchhöhle angelangt, in der Flexur noch einmal eine bis zur 4. Rippe reichende, prall mit Meconium gefüllte Schlinge und ist bis auf 22 mm erweitert; das Rectum verläuft in einen blinden, derben, weißgelben Strang hinter der unteren Hälfte der Blase übergehend in das Becken.

Die Harnblase, stark kontrahiert, überragt die Symphyse um 30 mm, die linke Nabelarterie fehlt. Beide Hoden finden sich,

an eine 35 mm lange, bis 25 mm breite, dünne, blaßgelbe Schleimhautfalte angeschlossen, im mittleren Bauchraum.

Rechte Nebenniere groß, rechte Niere sehr klein, 18:9; medianwärts von ihr erstreckt sich eine ziemlich geräumige Vene zur Leber.

Die linke Niere 15 mm lang, 7 mm dick, fötal gelappt. Der linke Ureter in seinem unteren Verlauf stark gewunden, oben 2, unten 5 mm im Durchmesser, nahe der Uebergangsstelle des Rectum in den derben Strang hört der linke Ureter mit 1 mm dickem weißen Ende auf.

Nach rechts und hinten vom Blasengrund und der rechten Nabelarterie liegt eine Gruppe dünnwandiger, gewundener, bis 15 mm Durchmesser erreichender, durchscheinender, fluktuierender Räume, welche je mit einem 1 mm dicken, gelblichweißen Strange gegen den Blasengrund übergehen. Es sind dies die stark erweiterten Samenblasen. Rechts vom Aufhängeband der Leber zeigt deren sonst glatte Kapsel eine viereckige, 4 mm im Durchmesser haltende, etwas eingesunkene, von 2 mm breitem blauroten Hof umgebene Stelle, welche beim Einschneiden einer umschriebenen Verdickung der Kapsel entspricht, ohne sich in das unterliegende gleichmäßig rotbraune Lebergewebe zu erstrecken.

Das Mesenterium geht in der Brusthöhle direkt in das Mesocolon über, keine Anheftungen daselbst; kleines, abgezweigtes Mesenteriolum für den Processus vermiformis, fast symmetrischer Recessus ileocoecalis superior und inferior. Stark ausgeprägter Recessus parajejunalis. Durch das Foramen Winslowi gelangt man an dem Lobus Spigelii der Leber vorbei in die Bursa omentalis. Ligamentum gastro-lienale vorhanden, dagegen keine Verbindung zwischen Milz und Colon.

Fontanelle 15:21, Schädel oval, symmetrisch, Dura mitteldick, glatt. Arachnoides zart, keine Pacchionis; Pia zart, ihre Gefäße mäßig gefüllt. Das Gehirn etwas weich, bleich. Sondierung der Substanzen nicht ausgesprochen. Seitenkammern mäßig weit. Ependym glatt, Hinter- und Unterhorn beiderseits offen.

N. phrenicus hat links folgende Wurzeln:

a) aus C_4 zusammen mit N. longus, N. scalenus anticus und einem Sympathicusast: gibt an C_5 einen Zweig;

b) aus C_5 mit N. subclavius.

Der linke N. phrenicus ist ebenso dick wie der gleichartig entspringende rechte, gleich derb, wenig elastisch und gefärbt wie jener, welcher eine intakte rechte Zwerchfellhälfte versorgt.

Zusammenfassung:

Abnorm gebildeter, totgeborener, reifer Knabe; linke Nabelarterie obliteriert, leicht mißgebildete rechte Hand, 6 Finger links. Atresie des Anus, Duodenum, l. Ureters und an jedem Vas deferens. Unterbliebener Descensus testiculorum. Erweiterung der Samenblasen. Leber sehr groß. Rechte Lunge sehr klein, linke rudimentär, bohnengroß. Linkes Zwerchfell fast ganz ,bis auf einen gefalteten dicken Rest, in der Sagittallinie vom Sternum ausgehend, und einen etwas modifizierten Lumbalteil fehlend. Beide Abschnitte versorgt in normaler Weise der linke Phrenicus.

Vorgefallen: Magen, Duodenum zum Teil, großer Teil des Jejunum, Ileum, Coecum, Colon ascendens und transversum. Großer Teil des großen Netzes, Teil der Flexur. Magen mit Milz und Pankreas im Pleuranebensack, der linken Pleuroperitonealhöhle im Mediastinum gelegen. Mesenterium commune. Dextrocardie.

Normaler Befund am N. phrenicus beiderseits.

Fall II. St., totgeborenes Mädchen, reifes Kind. 1902, No. 300. Fig. 4, 5.

Proportioniert, mittelgenährt, Haar braun, 16 mm. Kopfknochen beweglich. Pupillen mittelweit, gleich, Iris braun, Thorax symmetrisch, Bauch flach. Nabelschnur 65 mm vom Nabelkegel unterbunden, mit drei erbsen- bis schlehengroßen Hämatomen. Hymen scharfrandig, Meconium am After. Haut bleich, im Gesicht cyanotisch.

Unterhautfett 4 mm, Muskeln starr. Mäßig viel gelbe, klare Flüssigkeit in der Bauchhöhle. Zwerchfell am 6. Rippenknorpelansatz.

Thymus die obere Hälfte des Thoraxraumes einnehmend, etwas nach rechts gedrängt, ziemlich groß, bräunlichrot, Läppchen deutlich. Herzbeutel auf der rechten Seite liegend, im Innern wenige Tropfen gelber, klarer Flüssigkeit.

Rechte Lunge zurückliegend, frei, blaßrot, am Mittellappen ein 4. Lappen abgeschnürt. Die linke Lunge rudimentär, in der Mitte oben dicht an der Wirbelsäule gelegen, 30 mm lang, 15 mm breit, hellrot.

Die Lungenbesichtigung ergibt Erfüllung der überwiegenden Luftbläschen mit Gas.

Im linken Pleuraraume liegen ferner oben Darmschlingen, unten der linke Leberlappen. Ligamentum suspensorium hepatis und

die Incisura pericardiaca dicht über dem Zwerchfelle gelegen, dessen linke Hälfte rudimentär, die rechte vom Herzbeutel an vollständig.

Der Magen unter Drehung um 180° unter dem linken Leberlappen in der Brusthöhle gelegen, so daß die kleine Kurvatur nach unten, die große nach oben sieht. Die Milz groß, dem Magenfundus anliegend und zwar in der Brusthöhle unten zusammen mit einem Teil des Pankreas in einer mäßigen Ausbuchtung der linken Pleura mediastinica nach rechts gelegen.

Das Coecum mit Wurmfortsatz, der 22 mm lang ist, in der linken Pleurakuppe auffindbar.

Einzelne Dünndarmschlingen sind unter sich und mit dem grünes Meconium enthaltenden Quercolon durch feine Bindegewebsleisten teils lose, teils kurz verwachsen.

In der Bauchhöhle liegt der Pylorus ebenso wie das links von Lobus caudatus nach unten sich erstreckende und sich dann zur Brusthöhle wendende Duodenum. Die größere Hälfte des Jejunum wie das ganze Ileum erfüllen dann den Bereich der linken Pleurahöhle, um dort in der Spitze in das Coecum überzugehen. Dann wendet sich der Dickdarm, links von der Leber vor Magen und Dünndarm gelagert, schräg (nach hinten und unten) dorsal- und kaudalwärts, um gleich nach dem Eintritt in die Bauchhöhle eine kranial-ventral gerichtete Schlinge zu bilden. Diese senkt sich in der Höhe des Zwerchfelles, aber noch in der Bauchhöhle, hinter Dick- und Dünndarm dorsalwärts ein, um, an der kaudalen Rückwand der Pleurahöhle angelangt, scharf umbiegend in die Flexur überzugehen. Kurz hinter dem Durchtritt durch das Zwerchfell ist der Dickdarm stark durch Meconium aufgetrieben, diese Füllung erstreckt sich bis zum Beginn der fast leeren Flexur.

Der große rechte Lappen der Leber füllt fast die ganze rechte Hälfte der Bauchhöhle aus.

Die beiden Nieren in richtiger Lage, die beiden Eierstöcke auf der Synchondrose gelegen, langgestreckt. Tuben leicht gewunden, Fimbrien hellrot, frei. Uterus hinter der Harnblase gelegen, mäßig groß.

Die beiden Nabelarterien und Vene unversehrt.

Schädel breit, Fontanelle 12 : 15 mm, die Knochen verschieblich, die Kopfhaut auf den medialen Teil der beiden Seitenwandbeine suggilliert. Dura mitteldick, Innenfläche glatt, flüssiges Blut in den Blutleitern. Arachnoides zart, ohne Pacchionis. Pia zart, ihre Gefäße in mittlerer Füllung; geringe Menge klarer Flüssigkeit in den Maschen. Hypophysis mittelgroß. Die basalen Arterien und

Meningen zart. Die basalen Venen etwas stärker gefüllt. Die Pia von der Oberfläche des Gehirns leicht abziehbar, Hirnstiele bleich, Zeichnung nicht deutlich. Pyramiden und Oliven beiderseits flach, ebenso die beiden Kleinhirnhemisphären, das Mark hortensiafarbig, die Rinde blaß-graugelb.

Das Großhirn beiderseits etwas weich. Sylvische Grube geschlossen. Seitenkammern wenig weit, Ependym glatt, Plexus blaurot. Stammganglien bleich, Kapseln nur eben angedeutet. Hinter- und Unterhorn beiderseits offen. Der Befund auf beiden Seiten völlig gleich. Dura spinalis bleich und glatt. Arachnoides spinalis zart, ebenso die Pia, deren Gefäße in mittlerer Füllung; in den Maschen eine geringe Menge klarer Flüssigkeit.

Fig. 4.

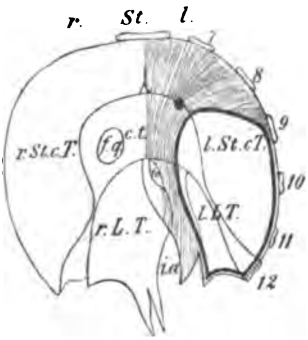


Fig. 4. Skizze des Zwerchfelldefektes (Fall S. [wie Fig. 3]).

Fig. 5.

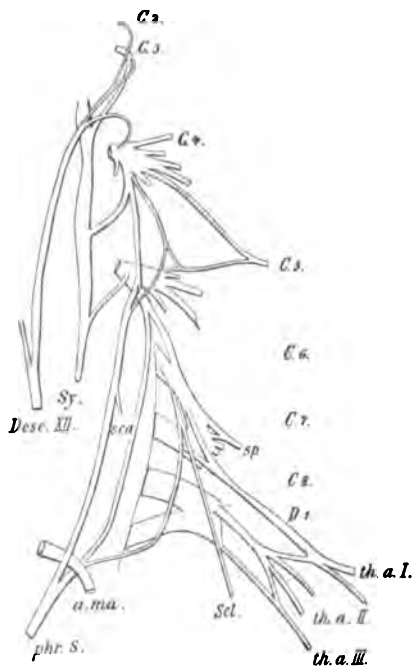


Fig. 5. Ursprung des linken Nervus phrenicus bei Fall S. *phr.S.* linker Nervus phrenicus, *Scl.* N. subclavius, *sc.a.* N. scalenus anterior, *Desc.XII.* N. descendens hypoglossi, *Sy.* N. sympathicus, *sp.* N. suprascapularis, *th.a.I, II, III.* N. thoracicus anterior I, II, III, *a.ma.* Arteria mammaria interna.

Das Rückenmark von mittlerer Größe und Form. Conus terminalis an gewöhnlicher Stelle. Halsanschwellung deutlich, auf beiden Seiten gleich. Das Rückenmark auf dem Querschnitte eben, die weiße Substanz weiß, die graue blaß-rötlichgrau.

Die spezielleren Einzelheiten an der linken Zwerchfellhälfte sind folgende:

Der Sternocostalteil besteht aus einem sichelförmigen Reste,

welcher mit seiner Spitze bis zum 9. Rippenknorpel reicht, kräftig entwickelt uud eher verdickt ist; er ist fast versteckt in einem tiefen Einschnitte der Leber und grenzt an den Lumbalteil; dieser weist die normale Konfiguration auf und ist nur im seitlichen vorderen Teile etwas verschmälert.

Innerviert wird der Rest in der üblichen Reihenfolge vom N. phrenicus sinister, zuerst der Sternocostalteil, auf den der Nerv im hinteren Drittel des Restes auftrifft, dann der Lumbalteil. Der Nervenstamm hat gleiche Stärke, Konsistenz und Farbe wie der rechte. Seine Wurzeln entstammen C_4—C_6, die spezielleren Verhältnisse, wie Beziehung zu Subclavius etc., zeigt die Fig. 5. Der Zwerchfellsdefekt erstreckt sich von der 9. Rippe lateral-dorsal zur Wirbelsäule, ohne daß die Ansatzstellen der fehlenden Partien irgendwie markiert wären. Die gemeinsame linke Pleuroperitonealhöhle zeigt eine durchlaufende glatte, gleichartige Wand.

Zusammenfassung:

Totgeborenes weibliches Kind, vorwiegend normal gebildet. Zwerchfellsdefekt links seitlich und hinten, sichelförmiger Rest des Sternocostalteiles, verschmälerter, sonst intakter Lumbalteil. Rudimentäre linke und vierlappige rechte Lunge. Etwas große Leber, große Milz. Einzelne Verwachsungen der Därme. Normaler N. phrenicus beiderseits. Pleuranebensack mit Teilen des Magens, Milz und Pankreas. Dextrocardie.

Fall III. P., totgeborenes Mädchen, reifes Kind. 1900, No. 454. Fig. 6.

Auszug aus dem Sektionsprotokoll: Wohlgebildete weibliche Kinderleiche; Haar braun, Iris braun; Nabelschnur stark gedreht, doppelt unterbunden. Placenta 140 mm im Durchmesser, ungewöhnlich flach. Hymen etwas vorspringend, After glatt. Haut rot, ausgedehnt mit Vernix bedeckt.

Schädel breit-oval, Fontanelle 10:30. An dem vorderen Winkel des rechten Seitenwandbeines eine Suggillation. Dura bleich und glatt. Im Längsblutleiter wenig flüssiges Blut. Großhirnhemisphären symmetrisch. Arachnoides zart, Pia zart, Gefäße gefüllt, in den Maschen eine mäßige Menge klarer Flüssigkeit. Dura der Schädelbasis bleich und glatt; in den beiden Querblutleitern dunkles flüssiges Blut. Basale Meningen bleich und glatt.

Hirnstiele bleich, Substanzen nicht deutlich. Seitenventrikel offen, mäßig weit. Kerne nicht unterscheidbar. Linke Halbkugel wie die rechte.

In der Bauchhöhle eine ziemliche Menge gelber, klarer Flüssigkeit. Unterhautfett null, Muskeln starr. Zwerchfell am 6. Rippenknorpelansatz. Thymus mäßig groß, blaßrot, ihre Läppchen deutlich. Der linke Leberlappen nebst einem großen Teile des Darmes in der linken Pleurahöhle gelegen. Der Nabeleinschnitt der Leber nach links verschoben. Die Nabelvene in einer horizontalen 25 mm langen, 5 mm breiten Furche des rechten Lappens, 10 mm von dessen unterem Rand entfernt verlaufend. Rechte Zwerchfellhälfte unversehrt. Die rechte Lunge zurückliegend, durchaus luftleer, die Pleura dunkelblaurot, über Mittel- und Unterlappen dicht streifig suggilliert. Mehrfache punktförmige Blutaustritte auf dem Epicard. Die rechte Nabelarterie fehlt, die linke neben dem Blasenscheitel mit einer halberbsengroßen, ein derbes Blutgerinnsel enthaltenden Ausbuchtung versehen.

Beide Nieren verschmolzen, groß, von der Mitte ihrer vorderen Fläche erstrecken sich die beiden Ureteren vom oberen Rand aus nebeneinander nach abwärts. Nebennieren oberhalb der Niere gelagert. Uterus nach links gedrängt; Ovarien langgestreckt, bleich.

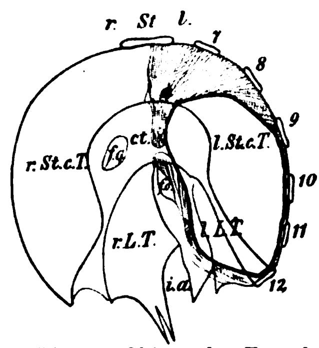


Fig. 6. Skizze des Zwerchfelldefektes bei Fall P. (wie Fig. 3).

Hierzu einige speziellere Befunde.

Beide Phrenici sind normal dick, gleichfarbig und von gleicher Widerstandskraft, der rechte gehört zu C_3—C_5, letztere Wurzel vom Subclavius (C_5—C_6): derselbe ist in seiner Bahn etwas nach rechts hinten verschoben. Der linke Phrenicus begreift nur C_4—C_5 ein und hat im wesentlichen die normale Verlaufsrichtung, nur ist auch er etwas nach rechts vorn verschoben. Der linke Subclavius entspringt von dem gleichen Bündel des 5. Spinalnerven.

Am Rudiment der linken Zwerchfellhälfte angelangt, schickt der Nerv einen starken Ast nach hinten zum Lumbalteil, vorher sich in 3 Zweige für den Sternocostalteil spaltend.

Letzterer hat eine sichelförmige Gestalt, die Spitze, ein schmales, dünnes Bündel, endet etwa zwischen 8. und 9. Rippenknorpel, die dreieckige, ziemlich dicke Hauptmasse lagert in einem tiefen Ein-

schnitte der Leber. Ein sehniges Rudiment des linksseitigen Centrum tendineum grenzt dorsal an den sehr verschmälerten, dünnen, jedoch das For. oesophageum und die Incisura aortica noch einbegreifenden Lumbalteil. Der Defekt reicht an der glatten Wand der linken Pleuroperitonealhöhle, nur durch die Transversuszacken begleitet, von dem 8. Intercostalraum bis zur Wirbelsäule und umfaßt die ganzen lateralen und dorsalen Ursprungsgebiete des Zwerchfelles daselbst. Linke Lunge etwas klein, luftleer, medial und kranial an das Mediastinum angepreßt. Der Magen ist in der Pleurahöhle dorso-kranial von der Leber gelegen, fast frontal und vertikal so eingestellt, daß die große Kurvatur kranial-, die kleinere kaudalwärts zu liegen kommt. Das Netz ist ebenda nach oben geschlagen, dorsal von ihm steigt die sehr lange (40 mm), nur mäßig (bis 14 mm) breite, wurstartige Milz, sich dorsal umbiegend, kaudalwärts hinab. Lig. gastro-colicum und -lienale erhalten. In der Brusthöhle liegt ferner der größte Teil der linken Nebenniere, der Dünndarm, bis auf die Biegung des Duodenums und zwei weitere Schlingen, der Dickdarm im Colon ascendens, transversum und dem Beginn des Colon descendens; das Coecum liegt gerade unterhalb des Zwerchfelles mit seinem Wurmfortsatze auf der linken Seite.

Auch das kleine Pankreas lag tief versteckt in der Bauchhöhle. Das Mesenterium war nirgends verwachsen, das Mesocolon der Nebenniere fest und eng aufgelagert. Von der Umbiegungsstelle des Duodenum erstreckt sich eine breite, bandartige Verbindung zur Wirbelsäule und reicht kaudalwärts bis fast auf die Mitte der Verbindungsbrücke beider Nieren. Außer rechtem Leberlappen und rechter Niere befindet sich kein anderes Organ in der rechten Bauchseite.

Zusammenfassung:

Totgeborenes, vorwiegend normales weibliches Kind.

Gemeinsame linksseitige Pleuroperitonealhöhle. Zwerchfelldefekt links seitlich und hinten, sichelförmiger Rest des Sternocostalteils, schmaler, dünner Lumbalteil. Große Leber, große, lange Milz. Linke Nabelarterie mit einem Aneurysma versehen, rechte fehlt. Blutaustritte auf rechter Pleura und Epikard. Hufeisenniere. Normale Nn. phrenici. Dextrocardie.

Vorgefallen: Magen, Netz, Milz, linker Leberlappen, größter Teil des Dünndarmes, Colon ascendens, transversum, Teil des Colon descendens, Teil der linken Nebenniere.

Fall IV. Knabe G., 1/2 Stunde alt. 1896, No. 238. Fig. 7—9.

Wohlgebildeter männlicher Neugeborener. Haar blond, bis 1 cm lang, Iris blau. Thymus mittelgroß, Zwerchfell am 5. Rippenknorpelansatz.

Der N. phrenicus gehört rechts zu C_4—C_5, erstere Wurzel gemeinsam mit Longus und Scalenus anticus, letztere vom N. subclavius her. Der Subclavius entspringt zusammen mit dem Thor. ant. I von C_5.

Die Pectoralisgruppe erhält drei Nervenkomplexe: Thor. ant. I (C_5—C_6) für den Pect. major, Thor. ant. II (C_6—C_8) vorwiegend für den Pect. minor und Thor. ant. III (C_8—D) für den abdominalen Teil des Pect. major.

Die linke N. phrenicus hat fast den gleichen Ursprung wie der rechte. Die Einzelheiten wie auch der Subclavius- und Thor. ant.-Ursprung sind in der Figur einzusehen.

Beide Phrenici sind normal dick, der linke ist etwas nach vorn (ventral), der rechte etwas nach hinten (dorsal) verschoben, die Innervation beider Zwerchfellshälften ist die übliche. Im linken Centrum tendineum lateral, eine 1,5:3,3 mm messende Oeffnung mit etwas kallös gewulstetem, aber glattem Rande. Die Muskulatur des Zwerchfelles ist dabei völlig erhalten, nur die des Sternocostalteiles an der Uebergangsstelle in das Centrum tendineum verschmälert.

Der Lumbalteil, ebenfalls ventral und lateral etwas beschränkt, ist im übrigen kräftig entwickelt, die Foramina sind erhalten.

Thymus und Herzbeutel nach rechts gedrängt. Rechte Lunge mittelgroß, die kleine linke auf den kranialen Teil der Pleurahöhle beschränkt, 3-lappig.

Der Magen ist stark kranial gewendet, die große Kurvatur ist fast um 180° lateral und kranial gedreht, der Cardiateil reicht in die rechte Brusthöhle hinein, in der er, umgeben von einer Ausbuchtung der linken Pleura mediastinalis, welche die rechte vor sich hergestülpt hat, dorsalwärts vom Herzbeutel und dem Oesophagus, aber ventral von der Aorta descendens gelegen ist. Diese Ausbuchtung, deren Eingangsöffnung 0,5:1,5 mm mißt, enthält noch eine Hälfte der großen Milz. Dicht neben der Cardia ist der Pylorus an der Zwerchfellöffnung auffindbar; das Duodenum biegt sich in der Bauchhöhle normal um und geht dann linkerseits in das Jejunum über, das bis auf wenige Schlingen vollständig in

Fig. 7.

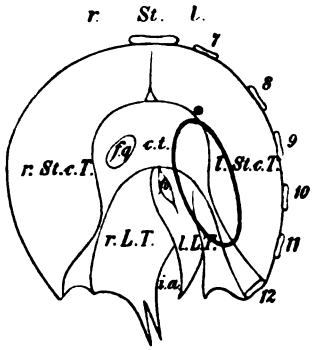


Fig. 8.

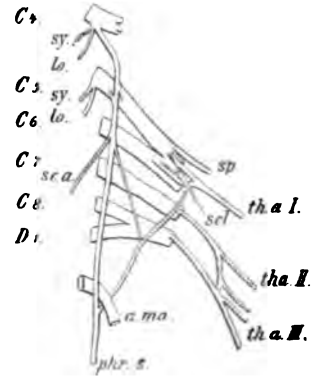


Fig. 9.

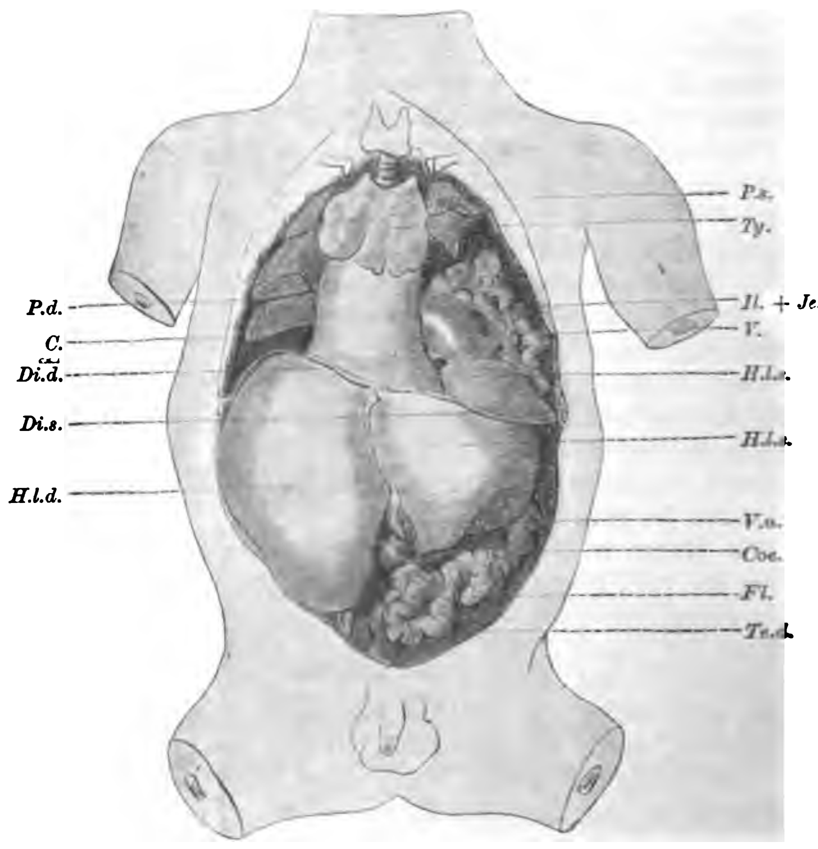


Fig. 7. Skizze des Zwerchfelldefektes bei Fall G. (wie Fig. 3).
Fig. 8. Ursprung des l. N. phrenicus bei Fall G. (wie Fig. 5). *lo* N. longus.
Fig. 9. Situs viscerum bei Fall G. $^2/_3$ der nat. Gr. (wie Fig. 1).

der Brusthöhle liegt, ebenso wie der größte Teil des Ileum. Dieses mündet in der Höhe der Mitte der linken Niere, vor der Wirbelsäule gelagert, in das Coecum ein, dessen Wurmfortsatz frei vor der linken Niere hängt. Das Colon ascendens wendet sich direkt kranialwärts und wird dann in der Brusthöhle hinter Magen und Dünndarm zum Colon transversum. Der Rest des Dickdarmes ist wieder in der Bauchhöhle verblieben.

Ferner liegen Netz, Pankreas und abgeschnürte kleinere Hälfte des linken Leberlappen in der linken Pleurahöhle. Die reichlich große Leber nimmt mit dem rechten Lappen die ganze rechte Unterbauchgegend bis zum Darmbeinkamm ein und reicht mit dem linken Lappen auch ziemlich weit nach links.

In der Bauchhöhle sind außer den anscheinend normalen Nieren und den vor dem Leistenkanal liegen gebliebenen Hoden noch enthalten: Duodenum, Beginn des Jejunum, Ende des Ileum, Coecum, Wurmfortsatz, Colon ascendens zum größten Teile, Colon descendens und Rectum.

Zusammenfassung:

Vorwiegend normal gebildeter männlicher Neugeborener, $^1/_2$ Stunde alt.

Linke Lunge klein, dreilappig, Defekt im Centrum tendineum der linken Zwerchfellhälfte mit kallösem Rande. Desc. test. unvollendet. Dextrocardie.

Vorgefallen: Magen, Milz, Netz, Pankreas, größter Teil des Dünndarmes, Teil des Dickdarmes. Die ersteren beiden in einem Pleuranebensacke.

Fall V. B., totgeborener ausgereifter Knabe. Sekt. No. 445, 1900. Fig. 10.

Proportioniert, mittelgenährt, Haar blond. Kopfknochen verschieblich. Pupillen mittelweit, gleich, Iris blau, Lippen blaurot. Zungenspitze zwischen den Kiefern. Am Nabel ein kurz abgeschnittenes unterbundenes Stück Nabelschnur. Hodensack leer; etwas braungrünes Mekonium am After, Haut bleich.

Schädel breit-oval, symmetrisch, mitteldick, Fontanelle 17 : 27, Mehrfache Blutaustritte im Periost des rechten Seitenbeins. Dura bleich und glatt. Im Längsblutleiter flüssiges Blut. Arachnoides zart, Pia zart, Gefäße schwach gefüllt, in den Maschen ziemlich

reichlich klare, farblose Flüssigkeit. Beide Hemisphären an der Oberfläche gleich. Im Querblutleiter flüssiges Blut. Hirnstiele bleich, Ependym der 4. Kammer glatt. Kleinhirn weich, Nucleus dentatus deutlich. Großhirn etwas weich, bleich. Hinter- und Unterhorn offen.

Unterhautfett 3 mm, Muskeln starr, bleich.

N. phrenicus links C_4, dünn, zugleich zum Scalenus anticus, C_5 dick, der Subclavius nach Aufspaltung der Spinalnerven mit ihm zusammenliegend. Konstanz, Farbe, Ursprung etc. wie der rechte Phrenicus. In der Bauchhöhle etwas Flüssigkeit, ebenso in beiden Pleurahöhlen. Zwerchfell am 7. Rippenknorpelansatz. Im lateralen Teile der linken Zwerchfellshälfte eine runde Oeffnung mit am Centrum tendineum gewulsteten Rande. Der sichelförmige Rest des linken Sternocostalteiles reicht mit einem schmalen Bündel bis zur 10. Rippe; er wird in normaler Weise vom N. phrenicus innerviert, dessen hinterer Ast über ein schmales Restchen des Centrum tendineum zum Lumbalteil verläuft. Letzterer hat, soweit feststellbar, die normale Ausdehnung und enthält jedenfalls alle Durchtrittsöffnungen. Der Defekt reicht von dem 10. Rippenknorpel an der Brustwand bis zum Lumbalteil, daselbst gehen Peritoneum und Pleura glatt ineinander über.

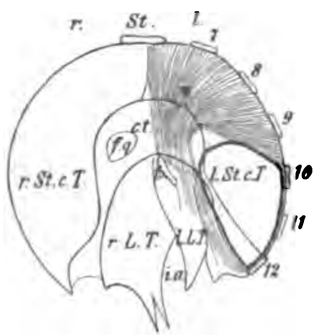


Fig. 10. Skizze des Zwerchfelldefektes bei Fall B. (wie Fig. 3).

Der Herzbeutel nach rechts verschoben, Thymus von oben und der Mitte nach unten und rechts sich erstreckend; ihrer linken Seite liegt die nach oben und vorne gedrängte, freie, mit glatter, gleichförmig blauroter Pleura versehene linke Lunge an. Rechte Lunge weit zurückliegend, im Verhältnis zur linken groß, Pleura durchaus blaurot. Epicard in großer Ausdehnung mit flachen Blutaustritten besetzt. In die linke Pleurahöhle ist vorgefallen: die große (40 : 23), rotbraune Milz, das Colon transversum, fast der ganze Dünndarm, das Ende des Netzes und ein abgeschnürtes, fast papierdünnes Läppchen des linken Leberlappens, ferner ein vom vorderen medialen Umfang des Zwerchfelldefektes mit langem Gefäße entspringendes, links seitlich und hinten liegendes glattes Organ, wahrscheinlich die linke Nebenniere mit der Suprarenalis superior aus der linken Phrenica.

In der Bauchhöhle liegt die besonders im rechten Lappen etwas große und mit demselben die ganze rechte Bauchseite bis zum Darmbeinkamme einnehmende Leber. Gallenblase frei, mäßig gefüllt. Der Magen fast senkrecht stehend. Duodenum nach links und oben verlaufend. Der Uebergang des Dünndarmes in das Coecum in der linken Fossa iliaca gelegen; Wurmfortsatz frei, 32 mm; der rechte Hoden am Eingang zum Leistenkanal, der linke im Leistenkanal gelegen.

Zusammenstellung:

Im wesentlichen normal gebildeter männlicher Totgeborener. Zwerchfelldefekt des Costalteiles links hinten und seitlich. Thymus und Herz nach rechts gedrängt. Linke Lunge klein. Unvollkommener Descensus testicul.

Vorgefallen: Milz, Ende des Netzes, großer Teil des Dünndarmes, kleinerer des Dickdarmes, ein linkes Leberläppchen und die linke Nebenniere; Nn. phrenici unversehrt.

Fall VI. J., reifes männliches Kind, totgeboren. Sekt. No. 241, 1894.

Auszug aus dem Sektionsprotokoll: Proportioniert, wohlgenährt, Haar hellblond, 15 mm lang. Pupillen mittelweit, Iris blau, Lippen blaurot, zahlreiche Milien auf der Nase. Thorax gut gewölbt, Bauch flach. Am Nabel ein 70 mm langes Stück der regelrecht unterbundenen Nabelschnur, Phimose. Hodensack mäßig ödematös, die Hoden darin fühlbar. After glatt. Haut mitteldick.

Unterhautfett 3 mm, Muskeln gelblichrot, mittelstark, starr. Bei Eröffnung der Bauchhöhle entleert sich etwas rötlichgelbe, klare Flüssigkeit. Nabelvene mit flüssigem Blute versehen, erstreckt sich schräg nach oben und links, zuletzt in einer 10 mm breiten Furche des rechten Leberlappens verlaufend, welche unterhalb des Knorpelansatzes der linken 8. Rippe liegt.

Die rechte Zwerchfellhälfte in gewöhnlicher Weise ausgebildet, von der linken Zwerchfellhälfte findet sich nur vorn ein 15 mm messendes Stück, an welches sich eine sehr umfängliche Lücke im Zwerchfelle anschließt, durch welche der linke Leberlappen und ein großer Teil der Gedärme in die linke Pleurahöhle, diese erfüllend, übergetreten ist. Das Herz nach der rechten Körperseite verdrängt. Unterhalb der rechten Lunge liegt in der rechten Pleurahöhle, von der ausgebuchteten Pleura mediastinica umgeben,

der Magen und lateralwärts die Milz. Von der linken Lunge ist nur ein kleines Rudiment vorhanden, welches oberhalb der Gedärme dem hinteren Mediastinum anliegt. Die Gallenblase in der Gallenblasengrube des rechten Leberlappens gelegen, rechts davon ist die untere Fläche dieses Lappens mit einer Einfaltung versehen.

Phrenicus beiderseits richtig verlaufend.

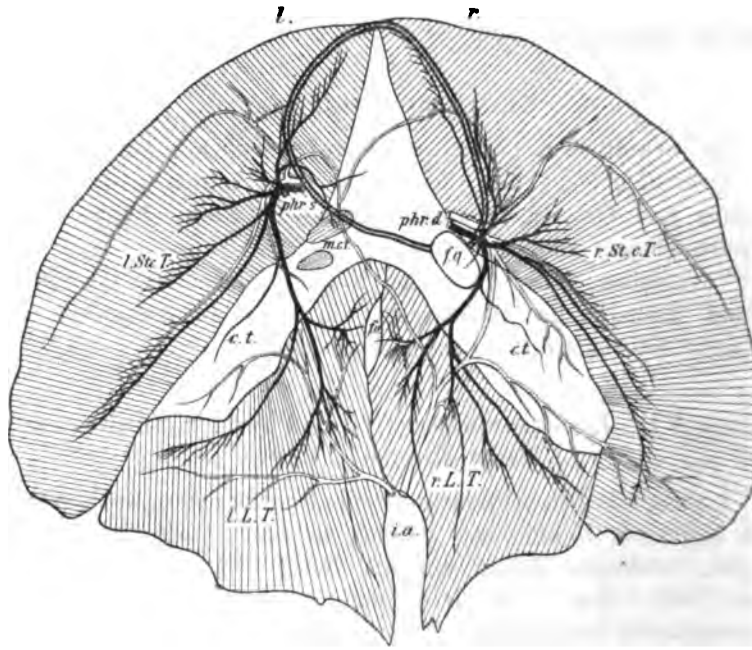


Fig. 11. Innervation des Zwerchfelles eines Kindes (H, 4 Monate alter Knabe, No. 329), die Muskulatur ist gestrichelt dargestellt, die Nn. phrenici sind in einfacher starker, die Arterien in doppelter schwacher Kontur dargestellt. Die starke Doppelumrandung schließt den mit dem Herzbeutel verwachsenen Teil des Zwerchfelles ein. *mct.* muskulöse Umwandlung des Centrum tendineum (sonstige Abkürzungen wie Fig. 3).

Im Herzbeutel eine geringe Menge hellgelber, klarer Flüssigkeit. Die beiden Arterien richtig entspringend. Das Herz mäßig groß, Epicard glatt, fettlos, 34 : 36 mm. Rechte Lunge zweilappig, Pleura glatt, vorwiegend rötlichgelb, lufthaltig; der größte Teil des zungenförmigen Anhanges bläulichrot, kollabierend, luftleer, mit einzelnen kleineren rötlichgelben Inseln. Pleura mediastinica sinistra hinter Aorta und Oesophagus und Vagus zu einem umfänglichen, den größten hinteren Teil der rechten Pleurahöhle erfüllenden, dünnwandigen, durchscheinenden Sack ausgedehnt, welcher den Magen, den Anfang des Zwölffingerdarmes und auf der rechten

Seite des Magenfundus die Milz verschiebbar enthält. In der Bauchhöhle befindet sich lediglich, in mehrere Windungen gelegt, das Colon descendens, die Flexur und das Rectum. Beide Leistenkanäle in ganzer Länge weit offen.

Der Orientierung halber gebe ich noch einige Abbildungen normaler Zwerchfelle; die erste Figur (Fig. 11), mehr schematisch gehalten, zeigt die Verteilung von Arterien und Phrenicusnerven bei einem Kinde. Eine zweite Abbildung, Fig. 12, gibt das Zwerchfell eines Erwachsenen wieder, dessen Innervation möglichst nach

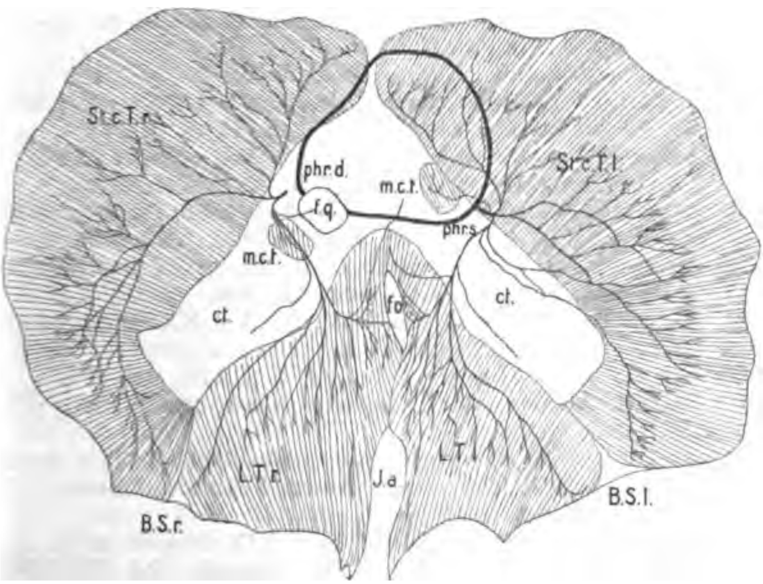


Fig. 12. Innervation des Zwerchfelles eines Erwachsenen (1903, No. 332, 26-jähr. Erwachsener, wie Fig. 11), die Herzbeutelverwachsung ist durch dicke Kontur dargestellt. *B.S.r.*, *B.S.l.* BOCHDALEKsche Stelle rechts und links.

der FROHSEschen Vorschrift untersucht wurde. Bemerkenswert sind die zahlreichen Anastomosen der einzelnen Zweige innerhalb der Muskulatur. Zwei weitere Zwerchfelle boten bis auf kleinere Variationen die gleichen Verhältnisse, wie in dieser Figur verzeichnet sind. Nur einmal (unter 4 Fällen) vermißte ich irgend eine muskulöse Umwandlung im Centrum tendineum (vergl. die v. DER HELLENsche Arbeit). Intercostalnerven hatten niemals Beziehung zur Zwerchfellmuskulatur. Der Umfang der BOCHDALEKschen Stelle war überall unbedeutend im Vergleich zu den Angaben jenes Autors, dessen Abbildung übrigens den Schemafiguren meiner Defekte zu Grunde liegt.

Literatur über Zwerchfellhernien.

(Abkürzungen: m. = männlich, w. = weiblich, N. = Neugeborener, K. = Kind, E. = Erwachsener, r. = rechts, l. = links, h. v. = Hernia vera, Ev. = Eventration, c. = kongenital, tr. = traumatisch. Die mit * versehenen Arbeiten sind nicht im Original eingesehen worden.)

a) Beim Menschen.

1) Abel, K., Ein Fall von angeborenem linksseitigen Zwerchfellsdefekt. Berlin. klin. Wochenschrift, 1894, p. 84—87, 114—117, 1 Fig. (l. N. c.)
*2) Acta med. Berolin., Dec. II, Vol. IV, p. 64. (w. E. l. h. v.)
*3) Adams, The Glasgow Medical Journal, Nov. 1880, Vol. XIV, No. 10 (zit. nach Virch.-Hirsch). (m. E. 49 J. l.)
4) Ahlfeld, Fr., Die Mißbildungen des Menschen, I, 1880, II, 1882, p. 183—186 ff., Leipzig, Grunow. (N. m. l. c.)
5) Alderson, James, Canstatts Jahresber., 1858, Bd. IV, p. 103. (m. E. 20 J. l. tr.) British Med. Journal, 1858, Nov. 6.
*6) Anthony, Journal hebdomad., 1835, No. 8. (N. 1/2 St. l. c.)
*7) Army med. Mus. of United Stat., No. 522. (l. tr.)
*8) Baker, Transactions of the Pathol. Soc., Vol. XXVIII, p. 508 (?), 1877.
*9) Bailey, Virch.-Hirsch., 1869, Bd. I, p. 170. (N. l. c.)
10) Baillie, Anatomie des krankhaften Baues, Berlin 1820, p. 81. (N. l. c.)
11) Balfour, J. A., Case of congenital diaphragmatic hernia. Edinburgh Med. Journ., April (Virchow-Hirsch, Jahresbericht, 1869, Bd. II, p. 468). (c. l.)
12) Ballonius, Sepulchr. Lib. III, Sect. XIV, Obs. 8. (m. E. tr. l.)
*13) Banga, Deutsche Zeitschrift für Chirurgie, Bd. IV, 1874, p. 486. (m. E. l. tr.)
14) Bardenheuer, Ein Fall von Hernia diaphragmatica. Berlin. klin. Wochenschrift, 1879, No. 14. (l. tr.)
15) Baron, Ouverture congénitale du diaphragme. Archives générales de Médecine, Paris 1825, Année 3, Tome VII, p. 142—143. (r. Föt. c.)
*16) Barth, Paris 1851. (E. w. l. h. v.) (n. Monnier.)
*17) Bartholinus, Hist. anat. rar. Cent. VI, hist. 55, Tome III, p. 289 (7). (m. E. l.)
18) v. Basedow, Hernia phrenica congenita. Caspers Wochenschrift, 1837, No. 20. (Schmidts Jahrbücher, Bd. XVII, 1838, p. 327.) (3 1/2-j. w. K. c.)
*19) Batallia, Canstatts Jahresbericht, 1854, Bd. IV, p. 55. (m. E. l. tr.)
*20) Beale, On a case of hernia of lung through the diaphragm. Lancet, J. 28, p. 139, 1881. (20-j. m. E. r. tr.)

*21) Beck, Transactions of Lond. Pathol. Soc., Vol. VI, 220. (Memorab. VIII, 7, 1863?) (m. E. l.)
*22) Becker (zit. bei Lieutaud, Tome I, p. 72). (m. K., 5 J., Mediastinum fehlte.)
23) Becker, A., Eine seltene Mißbildung des Menschen. Berl klin. Wochenschritt, 1887. (l. N. c.)
*24) Béclard, Deux epiplocèles diaphragm., Paris 1823. (w. E. r. l. h. v.)
25) Bednar, Krankheiten der Neugeborenen und Säuglinge, Wien 1852. (r. v. K. und m. N., 26 Tage, Mediast. defekt.)
26) Benda, Berl. klin. Wochenschrift, 1900, 111; Münch. med. Wochenschr., 1900, p. 137, Verein f. innere Medicin. (8-j. m. K.)
*27) Bérard, Bull. de la Soc. anat., 1826, p. 25.
*28) — et Gallois, Lyon médical, 1898, No. 17 (ref. 1898 in der Berl. klin. Wochenschrift).
*29) Berchon, Gazette des Hôpitaux, 1862, p. 447. (m. E. 46 J. l. tr.)
30) Bergmann, Gerichtliche Medizin. Münch. med. Wochenschr., Jahrg. 45, 1898. (23-j. m. l. tr.)
*31) Bericht über das Krankenhaus Wieden, 1868. Schmidts Jahrbüch. (m. E. tr. l.)
*32) Bernhuber, zit. bei Popp, l. c. (m. E. tr. l. 43 J.)
*33) Bignardi, Sull' ernia diafr., Modena 1827. (m. E. 60 J. tr. r.)
*34) Billroth, Langenbecks Archiv, 1869, Bd. X, Heft 2. (m. E. 55 J. r.)
*35) — Chirurgische Erfahrungen in Zürich 1860—1867. (m. E. l. tr.)
36) Bischoff, Archiv f. Gynäkologie, 1885, Bd. XXV, Heft 3, p. 437—452. Berlin, Hirschwald. (3 neugeb. K.)
*37) Blancand, zit. bei Sömmerring. (m. E. r.)
38) Blöst, Med. Korrespondenzbl. bayrischer Aerzte, No. 22, 30. Mai 1846, p. 337—349, 353—380.
*39) Blum et Ombrédanne, Archives gén. de Méd., Paris 1896.
40) Bochdalek, Einige Betrachtungen über die Entstehung des angeborenen Zwerchfellbruches. Als Beitrag zur patholog. Anatomie der Hernien. Vierteljahrsschrift f. prakt. Heilkunde, Prag, Jahrgang 5, 1848, Bd. III (XIX der g. Folge), p. 89—96, 1 Tafel. (27 J. m. E. tr. l.)
*41) Bohn, Hernia diaphragmatica. Königsberg. Med. Jahrbücher, 1860, Bd. II, p. 67. [1) m. N. c. l., 2) m. N. c. r.]
*42) Bonetus, Sepulchr. 2.
*43) Bonn, Tab. anat. chir., 1828, Tab. 20, und Schmidts Jahrbücher, Bd. LXXXIX, p. 171. (for. oesoph. l. h. v.)
*44) —, Andreas, nach Sömmerring, p. 96. (m. E. r. tr.)
*45) Borland, Boston Med. Journal, 1870. (m. E. 31 J. l. tr.)
46) Bostoner Museum, No. 493. (m. E. l. tr.)
47) Bouchaud, Bullet. de la Soc. anatom. Paris, 1863, Sér. 2, Tome VIII, p. 344—345. (N. r. c.)

*48) Boulland, Bull. de la Soc. anatom., 1846, p. 333. (m. K. l. h. v. c.)
*49) Boussi, Le Progrès méd., 1878, No. 3, Virch.-Hirsch. (l. tr.)
*50) Bowditsch, Treatise on diaphragm hernia. Charleston Med. Journal and Review, Ma. 1855; Assoc. med. Journ., 19. Jan. 1856, p. 202. (Canstatts Jahresber., 1856, Bd. III, p. 202.) (l. c.)
*51) Boyle, Edinburgh Med. and Surgical Journal, 1812, p. 42. (m. E. tr. l.)
52) Brachet, Recherches sur le développement du diaphragme et du foie chez le lapin. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie, 1895, Année 31, Paris, p. 511—595, 3 Taf.
*53) Brancaccio, F., Un caso di ernia diaframmatica. Il Morgagni, 1883, Agosto e Settemb., p. 508. (E. l. tr.)
54) Breisky, A., Einige Beobachtungen an totgeborenen Kindern, p. 175—186. Vierteljahrsschrift f. prakt. Heilkunde, Prag, Bd. LXIII, (Jahrg. 61, 1859, Bd. III), p. 184—186 ff. (w. N. 1/4 St. l. c.)
*55) Bremme, Vierteljahrsschrift f. gerichtl. Medizin v. Eulenburg, 1878, H. 1. (m. E. r. tr.)
*56) Bright, Schmidts Jahrbücher, Bd. XXIV. (l. h. v.)
*57) Brinton, R. D., Notes of a case of ruptur. diaphragm. St. Barth. Hosp. Rep., Vol. XIX, p. 285—288, 1844. (m. E. l. tr.)
*58) Broomal, Anna, American Journal of Obstetrics, 1879. (N. l. c.)
*59) Budans, Gazette des Hôpit., 1852. (m. E. l.)
*60) Buddaeus, Breslauer Samml., Tent. 24, Cl. 4, Art. 10. (m. E. l.)
*61) Bujalsky, Schmidts Jahrb., Bd. LXXVII, zit. bei Bardeleben, Chir., Bd. III, p. 906. Med. Ztg. Rußl., Bd. XXVI, 1852.
62) Burkart, Berlin. klin. Wochenschrift, 1873. (25-j. m. E. l.)
63) Busch, Neue Zeitschrift f. prakt. Geburtskunde von Busch, d'Outrepont und Ritgen, 1837, Bd. V, p. 282—283. (w. N. 1/4 St. l. c.)
64) — Neue Zeitschr. f. prakt. Geburtsk., 1850, Bd. XXVIII, p. 381. (K.) Poliklinik 1840.
65) Butter, Leipzig. Diss. De diaphragmatis laesionibus, 1849.
66) Cadiat, Du développement de la partie céphalothoracique de l'embryon, de la formation du diaphragme, des pleures, du péricarde, du pharynx et de l'oesophage. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie, 1878, T. XIV.
*67) Campbell, Salzburger Zeit., 1824, p. 227. (Midland Med. and surg. Journal?) (m. K. 1 Monat l. c.)
68) Carruthers, Case of deficiency of the diaphragm. Lancet, 1879, Vol. II, p. 503—504. (K. 11 Tage l. c.)
69) Casper, L., Handbuch der gerichtl. Medizin, 1858, 2. Aufl. (m. N. 4 St. r.)
70) Cazalis, J., Arch. de Physiologie, T. III, p. 64—74, Jan., Febr., 1870: Ueber die Muskelfasern des fötalen Zwerchfelles. Schmidts Jahrbücher, 1870, Bd. CXLVI, p 5.

*71) Chambrelent et Princeteau, Journal de Médecine de Bordeaux, 1897. (m. N. l. c.)
*72) Chancellor, Canstatts Jahresber., 1855, p. 273. (6-j. m. K. l. tr.)
*73) Chand of Wye, Schmidts Jahrbücher, Bd. CXXII, p. 336. (l. N. m. c.)
*74) Chard, O. E. P., The Medical Times, 2. Febr. 1850. (Zeitschr. f. d. gesamte Medizin etc., von F. W. Oppenheim, Hamburg, 1850, Bd. XLIII.) (N. 20 St. l. c.) (conf. No. 73?)
*75) Chauvet, zit. bei Kirschbaum. Hist. de l'Académ. des Scienc., 1729, T. I, p. 14. (m. E. l.)
*76) Clarke, G. (m. E. tr. l.) (n. Lacher, No. 146.)
*77) Clauderus, Schmidts Jahrbücher, Bd. LXXXIX, p. 170; Ephemerid. Nat. curios. Dec. III, A. V, p. 193. (m. E. l.)
*78) M'Clintock, Congenital perforat. of the diaphragm. Dubl. Hospit. Gazette, 1857, No. 9. (Canstatts Jahresberichte, 1857, Bd. III, p. 265.) (N. l. c.)
*79) Mc Closky, Lancet, London 1895. (22-j. w. E. l. c.)
*80) Clozier, Gazette des Hôpitaux, zit. nach Canstatts Jahresber. (N. m. l. c.)
*81) Clubbe, P. B., und Gillies, Sinclair, Ein Fall von Hernia diaphragm. Münch. med. Wochenschrift, 1902, p. 808 (nach Australasian Medical Gazette, 20. I. 1902). (m. E. 72-j. l. tr.)
*82) Colin, Gaz. hebd., T. X, No. 40, 1863. Etudes cliniques de méd. milit., observat. et remarques à l'hôp. milit. du Val-de Grâce, Paris 1863.
*83) Cooper, A., The anat. and surg. treatment of abd. hernia, London 1827, übers. von Alex. Lee, v. Schütte, Leipzig 1838. [1) w. E. l., 2) m. E. tr. r. 30 J., 3) m. E. 49 J. tr. 9.]
*84) Copemann, Schmidts Jahrbücher, Bd. LXXXIX, p. 172. (w. E. 35-j. l.)
*85) Crae, M., London Gazette, 1835. (m. E. 44 J. tr. 1)
*86) Crang, James, nach Gautier. (N. l. c.)
87) Cruveilhier, Traité d'anatomie pathol., I, p. 610. [1) K. 4 Mon. l. c., 2) K. 3 J. r. c., 3) w. E. 75 J. l. h. v.]
*88) Cuervo y Serrano, Ernia diaframmatica probabilmente congenita. Gaz. med. ital. lomb., 1888, No. 28 (Virch.-Hirsch).
*89) Curran, Lancet, Vol. II, 26. Dec. 1860. (m. E. 19 J. l.)
*90) Davat, Arch. général., Sept. 1834. (m. E. l. tr.)
91) Dehn, Münch. med. Wochenschrift, 1891, p. 227. Demonstr. im ärztl. Verein Hamburgs am 17. März 1891. 2 Fälle.
*92) Demme, H., Schußwunden des Zwerchfelles. Milit.-chir. Stud. in den ital. Lazaretten von 1859, II. Abt. Spezielle Chirurg. der Schußwunden, Würzburg 1861.
*93) Desault, Chirurg. Wahrnehm., 5. Teil, 145. (m. E. 39 J. tr. l.)
*94) Detrès Transactions med., XII, p. 309 (Schmidts Jahrbücher, 1864, Bd. CXXI, p. 337). (N. l. c.)
*95) Diemenbröck, Schmidts Jahrb., Bd. CXXI, p. 336. (m. K. 7 J. Def. im Centr. tendin.)
95a) Dessart, Hernie diaphragmatique Ann., p. 297.

96) Dietz, E., Neue Beobachtungen über die Hernien des Zwerchfelles, Diss. Straßburg i. E. 1881, 31 pp., 1 Fig.
97) Döllinger, Centralblatt f. Chirurg., 1875, No. 24. (m. E. tr. r.)
98) Dogiel, S., Die Nervenendigungen im Bauchfelle, in den Sehnen, den Muskelspindeln und dem Centrum tendineum des Diaphragmas beim Menschen und bei Säugetieren. Archiv f. mikroskop. Anatomie u. Entwickelungsgeschichte, Bd. LIX, Bonn 1902, p. 1—31 (25—30 ff.), 2 Taf.
*99) Dornier, L'Union médic., 1874, No. 69. (44-j. m. E. tr. l.)
*100) Drege, Coco (Coco Diego?), Virchow-Hirsch, 1872, Bd. II, p. 521. (41-j. m. E. tr. l.) Morgagni, Disp., VI, 1871.
101) Dreifus, S. (Leit. von H. Autenrieth), Diss. Tübingen, 1829. Abhandlungen über die Brüche des Zwerchfelles in Bezug auf gerichtl. Arzneikunde. (126 pp.) (N. m. l. c.)
*102) Druitt, Lancet, 1852, p. 430. (n. w. K. l. c.)
*103) Dubois, Bullet. de la societé anat. de Paris, 1847. (m. N. l. c.)
*104) Duchaussoy, nach Leichtenstern, l. c.
*105) Duguet, De la hernie diaphragmatique congénitale, Paris 1867. Virchow-Hirsch Jahresber., 1866, Bd. II, p. 430, ref. Simon. (m. N. r. c.)
*106) Dumont-Pallier, Bullet. de la Soc. anat. de Paris, 1856: Hernie diaphragmatique du côté gauche appartenant à un foetus à terme etc. (N. l. c.)
*107) Duncalfe, Canstatts Jahresber., 1857, Bd. III, p. 266. (m. E. 23 J. l. tr.)
*108) Dupuytren, Verletzungen durch Kriegswaffen, p. 548. (m. E. tr. l.)
*109) Duvernoy, C., Comment. acad. scient. Petropolis, P. II, p. 188. (l. N. Monstr.)
110) Ebert, Triest. Klinik. (20-j. m. E. l. c.?) Monatsschr. f. Geburtsk. u. Frauenkrankh., 1857, Bd. IX. Verhandlungen d. Gesellschaft f. Geburtshülfe, Sitzung v. 11. Novbr. 1856, Disk. über den Vortrag von Teiler, p. 167.
*111) Edwards, Bayr. Korrespondenzbl., 1846, No. 23. (w. E. 24 J. l.)
*112) — Lancet, 1882; Behrends Reporter, 1832.
*113) Ehand, The Medical Times, 1850, Febr. (K. 20 St. l.)
*114) Eiselt, Oestr. med. Wochenschrift, 1841, No. 25. (m. N. l.)
115) Eisler, P., Der Musculus sternalis etc. Zeitschr. f. Morphologie u. Anthropologie, Bd. III, Heft 1, p. 21—92, 7 Textfig. u. 2 Taf.; Stuttgart 1901, Sep.
*116) Elsässer, Bericht über die Gebäranstalt des Katharinen-Hospitals zu Stuttgart, 1833. (w. E. l.)
*117) Engel, Wiener med. Wochenschrift, 1867, No. 47. (m. E. 67 J. tr. r.)
118) Faber, Ueber den angeborenen Mangel des Herzbeutels in anatomischer, entwickelungsgeschichtl. und klin. Beziehung. Virchows Archiv f. pathol. Anatomie u. Physiologie u. f. klin. Medizin, Bd. LXXIV, Berlin 1878, p. 173—201.

*119) Fagwitz, Berl. med. Abhandl., Vol. IV. (w. E. l.)
*120) Farabeuf, Bull. de la Soc. anat., 1865. (m. E. 55 J. tr. l.)
121) Fehleisen, Fr. W., Observationes de herniis et fissuris diaphragmatis etc., Diss. Tübingen, 1828. (26 pp.) (N. l. c.)
122) Feiler, Zwei Fälle von Hernia diaphragmatica congenita. Monatsschrift f. Geburtskunde und Frauenkrankheiten, Berlin 1857, Bd. IX, p. 161—168, Verhandl. der Gesellschaft f. Geburtskunde Berlin. [1) l. N. m. c., 2) h. v. r. m. N. c.]
123) Fischer, A. O., De herniis diaphragmaticis, Berlin 1840, Diss., 23 pp., 1 Figur. (w. N. 3 Tge. l. c.)
*124) Fisher, T. E. H., Lancet, London 1897. (m. E. l.)
125) Fleischmann, Geburtshülf. Gynäk. Gesellschaft Wien, 17. April 1888. Centralblatt f. Gynäk., 1889, p. 79 ff. (N. l. c. $^3/_4$ St.)
*126) Fleury, Canstatts Jahresber., 1857, Bd. III, p. 265. (m. E. 59 J. l.)
127) Flöck, O., Ein Fall von Hernia diaphragmatica congenita. Diss. Bonn, 1885, 25 pp. (N. r. c.)
*128) Flögel, Oesterr. Zeitschr. f. prakt. Heilkunde, Bd. IV, No. 27, 1859. (m. E. l.)
129) Flügel, Beobachtungen aus der Kgl. Entbindungsanstalt zu Bamberg. Deutsche Klinik, 1852, No. 39, p. 439. (N. w. 12 St. l.)
*130) Fontani, Dictionn. des Sciences médicales, No. 9. (m. E. l. tr.)
*131) Forlivesi, Gaz. méd. de Paris, 1843, Sér. 2, T. XI. (m. E. 42 J. l. tr.)
*132) Fothergill, Philos. Transact., No. 478 (9?). (10-monatl. w. K. l.)
*133) Foucras, Gaz. des Hôp., 1875, No. 37. (m. E. 32 J. l. tr.)
134) Fränkel, A., Berlin. klin. Woch., 1902, p. 1159 (Körte). (Ev.) Dazu Benda, ebenda, p. 1180 (Ver. f. innere Medizin).
*135) Fräntzel, Bayr. med. Korresp., 1846, No. 23, p. 360. (m. E. h. v.)
136) Frantz, O., Ein Fall von Hernia diaphragmatica congenita. Diss. Kiel, 1891, 13 pp. (N. l. c.)
*137) Fraser, Lancet, 1856. (m. E. 18 J. tr. l.)
*138) Freer, Lancet, 1876. (m. E. 37 J. tr. l.)
*139) Fried, N., Internationale klin. Rundschau, Wien 1890. (24-j. m. E. l.)
*140) Froriep, Bd. II, No. 5, 1837, Sp. 27, Kupfertafel 136, 7. Kleinerts Repertor., 1837. (19-j. w. E. h. v. l.)
*141) Gadechens, Schmidts Jahrb., Bd. XIX, p. 203. (K. $1^1/_4$ J. l.)
*142) Galassi, Giuseppe, Le Sperimentale, 1884. (w. E. 24 J.) Ernia diaphragmatica.
*143) Gardien, Schmidts Jahrbücher, Bd. XXXII, p. 292. (N. l. c.)
*144) Gaultre de Claubry, Journ. hebdom., 1834, No. 34 (42?). (m. E. 59 J. tr. l.)
145) Gautier, P. Th., De la hernie diaphragmatique congénitale, Paris 1897, Thèse (124 pp., Literatur). (w. N. l. c., Clin. Beaud., No. 561, N. c. l., Musée Dupuytr., No. 205, Fall III, N. w. l. c.)

146) Gegenbaur, C., Vergl. Anatomie der Wirbeltiere, Leipzig 1898, Bd. I.
*147) Geison, V., Deficiency of diaphragm etc. New York med. Record, No. 15 (Virch.-Hirsch, Jahresbericht, 1871, p. 170). (N. l. c.)
148) Geoffroy Saint-Hilaire, M. Isidore, Histoire générale et particulière des anomalies de l'organisation chez l'homme et les animaux etc. ou „Traité de Tératologie", T. III, av. atl., Paris 1832; T. I, p. 360, 368, 559 ff., Planche II, 1. (n. K. r. c.)
*149) v. Giete, zit. bei Popp, Deutsche Zeitschr. f. Chir. von Hüter u. Lücke, Bd. I.
*150) Giles, A. E., Transactions of the Obstet. Soc. of London, 1892/3, Vol. XXXIV. (m. N. r. c.)
*151) Gillette, Archiv. général., Sér. XX, p. 554, 609. (m. E. 26 J. tr. l.)
*152) Gilman, Daveys, American Journ., 1846. (N. l. c.)
*153) Glandorp, bei Morgagni, l. c. Art. 12. (m. E. tr. l.)
*154) Gleeson, Case of diaphragmatic hernia. Boston Med. and. Surg. Journ., 1884, No. 20. (E. l. tr.)
*155) Goblet, Bullet. de la Soc. anat., T. XXI, p. 243. (w. E. 80 J. r.)
*156) Godefroy (m. E. 16 J. tr. l.). (n. Lacher, No. 136.)
157) Gössnitz, W. v., Beitrag zur Diaphragmafrage. Jenaische Denkschrift., Bd. VII, Semon, Zool. Forsch., Bd. IV, p. 35 [207]—90 [226], mit 2 Taf., 1901, p. 47 [219] Anm. ff.
*158) Gohlius, Disput. chirurgic. select. A. Haller, T. III, p. 218, Hist. V. (m. E. l.)
*159) Greetham, London Med. Gazette, Vol. X, p. 43. (m. E. 36 J. tr. l.)
160) Grosser, O., Ueber Zwerchfellshernien. Wien. klin. Wochenschrift, 1899, No. 24, p. 655—661 (Literatur). (N. l. c.)
*161) Grottenschütz, Med. Zeit. v. e. V. f. H. in Preußen, 1846 (47?). (m. E., 70 J. tr. r.)
162) Gruber, W., Abhandlung eines Falles mit einem Mesenterium commune f. d. Jejuno-Ileum u. d. Colon. asc., bei Vorkommen einer Hernia diaphragmatica cong. spuria sinistra mit Besonderheiten. Virchows Archiv, Bd. XLVII, 1869, p. 382, 2 Taf.
*163) — Beiträge zur Anatomie, Physiologie u. Chemie. Abhandl. der Böhm. Gesellsch. etc., Bd. V. (5 N.)
*164) Günsburg, Zur Kritik der Magengeschwüre. Archiv f. phys. Heilk., Bd. XI, H. 3, 1852.
*165) Guesnard, zit. bei Duguet, l. c. p. 94. (w. K. $5^1/_2$ J. r.)
*166) Guillemet, zit. bei Morgagni. (m. E. tr. l.)
167) Guttmann, P., Ueber einen Fall von Hernia diaphragmatica. Deutsche mediz. Wochenschr., 1884, p. 209—211. (42-j. w. E. l.)
168) — Angeborener Defekt in der linken Zwerchfellshälfte mit Hindurchtritt des großen Netzes in die linke Pleurahöhle. Berl. klin. Woch., 1893, No. 2.

*169) Guttrie, bei Popp, l. c. (m. E. tr. l.)
*170) Habran, Bulletin de la Société d'Anatomie Paris, 1867. (42-j. m. E. l.)
*171) Hager (m. E. 20. J. tr. l.) (n. Lacher, No. 152.)
*172) Haller, Schmidts Jahrbücher, Bd. CXXII, p. 336. (N. l.)
*173) Hallin, Hygieia, Bd. XXIII, p. 597.
174) Hansemann, v., Berl. klin. Woch., 1902, p. 1159 (Berl. med. Gesellsch.). (66-j. w. E. l. h. v.)
*175) Harris, Medical Record, New York 1884. (34-j. m. E. central. Loch.)
*176) Hausmann, Monatsschrift f. Geburtsk. u. Frauenkrankheiten, 1862, Bd. XIX, p. 404. (w. N. l.)
*177) Heer, bei Morgagni, Ep. 54, Art. 12. (m. E. l. tr.)
178) Hellen, E. v. d., Das Centrum tendineum. (Beitrag zur Anatomie des Zwerchfelles.) Inaug.-Diss. Straßburg, 1903, 31 pp., 8 Textfig.
*179) Henie, C., Tidsskrift for praktisk Medicin, 1881, No. 13.
180) Hertz, A., Om hernia diaphragmatica. Bibliotek for Läger, R. 7, Bd. I, p. 350—372, 1 Textfig. (8 angeb. Fälle.)
*181) Hesselbach, Die Lehre von den Eingeweidebrüchen, Würzburg 1830, I, p. 21. (m. E. 39 J. tr. l.)
*182) Hill, J., Lancet, 1867. (m. E. 46 J. tr. r.)
*183) — Pathol. Soc. of London, Vol. XXI, 1871, p. 154. (m. E. 54 J. r.)
*184) Hillier, London Pathol. Societ., Vol. XII, p. 115. (w. K. 6 Mon. r.)
185) Hirsch, Zur klinischen Diagnose der Zwerchfellhernie. Münch. med. Wochenschr., 1900, No. 29. (48-j. m. E., Röntgenunters. leb. Fall.)
186) His, W., Mitteilungen zur Embryologie der Säugetiere und des Menschen. Arch. f. Anat. und Physiol., Anat. Abt., 1881, p. 303—330, 2 Taf.
187) Hoffmann, Wien. med. Wochenschrift, 1866, No. 59, p. 943—944. III. Angeborene Hernia diaphragmatis. (N. m. l. c.)
*188) — Schmidts Jahrbücher, Bd. CLIV, p. 126. (m. E. l. tr.)
189) Hollis, W. A., Lancet, London 1891, Vol. LXIX, I, p. 1095—1096. A case of right diaphragmatic hernia; death; necropsy. (16-j. m. E. r.)
190) Holscher, Med.-chirurgische Wahrnehmungen in Holschers Annalen, 1837, Bd. II, Heft 1. (m. E. 25 J. l.)
*191) Holtes, Ch., zit. bei Fischer, Berlin 1840; bei Liske, Abhandl. (auseries.) aus den Philos. Transact., Bd. I, p. 133 (K. 2-monatl. l.)
*192) Horoch, v., Zur Kasuistik der Zwerchfellshernien. Allg Wien. med. Zeitg., No. 50—53. (E. l. tr.)
*193) Houelet, Dupuy, zit. bei Duguet u. Gautier. (m. N. r Monstrum.)
*194) Howald, Marsh, Lancet, 1867, Vol. I, p. 10. (l. m. E. Ev.
*195) Howe, H. D., Report of a case of diaphragmatic hernia Med. New., p. 845 (Virchow-Hirsch, 1901, p. 362). (l. tr. E.)

196) Huber, Ueber Zwerchfellsbruch, Diss. Basel, 1852, 15 pp. (m. E. 45 J. l. tr.)
*197) Huber, Friedreichs Bl., 1883, p. 363: Zur Kasuistik der Zwerchfellshernien. (l. tr.)
198) Hübl, H., Centralbl. f. Gynäkologie, 1897, p. 1353. (l.)
*199) Hüter, Deutsche Klinik, 1856. (N. m. l. c.)
*200) Hull, Philadelph. Med. Times, 1874, No. 157. (m. E. l. tr.)
*201) Jagwitz, zit. bei Kirschbaum. (w. E. 44 J. l.)
202) Jahn, Deutsche Klinik, 1867, No. 35. Erworbene Ektop. der Eingeweide durch das Zwerchfell. (m. E. 42 J. l. tr.)
*203) Iljelt, O., og Lindén, K., Ettfall af hernia diaphragmatica. Finska Läksälk.'s Handbr., Bd. XXIII, p. 36. (21-j. m. E. l. tr.)
*204) Illjinsky (Iljenski?), Oester. Wochenblatt, 1842, p. 176. (m. E. 18 J. l.)
*205) Joederholm, A. (Joedersholm?), Fall af rudimentär utveckling etc. Hygieia, Sv. Läk. Sällsk. Förh., p. 161 (Virch.-Hirsch, 1871, p. 171). (m. N. l.)
*206) Jüdell, Deutsche Zeitschrift f. Chirurgie, 1876, Bd. IV, p. 462. (m. E. 35 J. tr. r.)
*207) Jürgens, Berliner klin. Wochenschrift, 1881.
*208) Kaeppeli sen., Korresp. f. Schweiz. Aerzte, Jahrg. XXX, No. 16 (Münch. med. Woch., 1900, p. 1215, No. 35). (10 Monat. K. h. v.)
209) Kaufmann, Deutsche med. Wochenschrift, 1887, Jahrg. XIII, p. 616—618. Zwerchfellshernie mit Inkarceration des Magens durch Achsendrehung. (Literatur.)
210) Kaup, J., Zwei Fälle von Hernia diaphragmatica congenita mit Abtrennung eines Lungenteiles, Inaug.-Diss. Kiel, 1891, 23 pp.
*211) Keim, Rosenthal u. Hugier, Bulletin de la Société d'Obstétrique Paris, 1898. (w. E.)
212) Kirschbaum, Diss. de hernia ventriculi, 1749, in: A. Haller, Disp. chir. select., T. III, LXIX, p. 215—228. [1) w. E. 19 J. tr. l., 2) m. E. l.]
*213) Klebs, Virchows Archiv, 1865, Bd. XXXIII, p. 445. (m. E. 71 J. tr. r.)
214) Klein, K. Chr., Specimen inaugurale anatomicum sistens monstror. quorundam descriptionem, Stuttgard 1793. Diss. cas. IV. (m. N. l.)
215) Klingelhöffer, Berliner klin. Wochenschrift, 1877, No. 13. (m. E. 22 J. l.)
216) Kocher, Th., Die Hernien im Kindesalter, in: C. Gerhardts Handbuch der Kinderkrankheiten, Bd. VI, II, Tübingen 1880, p. 699—783 (773—783 ff.).
217) König, Lehrbuch der speziellen Chirurgie, 3. Aufl., 1881, Bd. II, p. 7.
218) Kohn, R., Ueber Hernia diaphragmatica congenita, Inaug.-Diss. Erlangen, 1879, 57 pp. (2 N.)

219) Korn, 136. Sitzung vom 2. Mai 1888 der Gynäk. Gesellschaft zu Dresden. Centralblatt f. Gynäkol., 1888, Jahrg. XII, No. 32, p. 523—524.
*220) Krauss, Chirurg. Klinik der Josefsakademie, 1830—1831. (m. E. l. tr.)
*221) Krombholz, Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte zu Prag, 1837. Schmidts Jahrbücher, Bd. XXVIII, p. 199—200.
*222) Lacchi, P., Broch. Florenz 1882. (68-j. m. E. r.)
223) Lacher, L., Ueber Zwerchfellshernien. Deutsches Archiv f. klin. Medizin, Bd. XXVII, 1880, p. 268—321, 1 Tabelle, 1 Tafel, 1 Textfigur. (Literatur.) 3 Fälle.
224) Lambl, Reisebericht. Prager Vierteljahrsschr., Bd. LXI, Anhang, p. 215. (3 Fälle, m. E. 33 J. r. u. l., 30 J. und ein tr.)
*225) Lambron, Gazette méd. de Paris, 1839, No. XII. (w. E. 77 J. r.)
226) Lange, W., Vierteljahrsschrift f. prakt. Heilkunde, Prag, Jahrg. II, 1845, Bd. VIII d. F., p. 45.
*227) Langenbeck, nach Hildanus in Chirurgie, 4, p. 547. (m. E. tr. l.)
*228) Larimore, Centralbl. f. med. Wissenschaft, 1871, p. 21. (w. K. tr. l.) Philad. Med. and Surg. Reporter, Nov. 19.
*229) Larussac (Larrusac?), Kleinerts Repertor., 1832, p. 43. (m. E. 27 J., Loch i. sehnig. T.)
*230) Laurent, Gaz. des Hôp., 1860, p. 451. (m. E. 32 J. tr. l.)
*231) Lawrence, Lancet, 1835, p. 750. (m. E. l.)
232) Leichtenstern, O., Die Diagnose der Hernia diaphragmatica. Berl. klin. Woch., 1874, No. 40 ff.
233) — „Hernia diaphragmatica“, in: Handbuch d. spec. Pathol. u. Therap. von H. v. Ziemssen. Leipzig, Vogel, Bd. VII, H. 2, 1876, p. 439—446. (Literatur.)
*234) Lépine, Précis analyt. des Trav. de la Soc. méd. de Dijon. pendant les années 1838, 1839, 1840 et 1841, par N. Gruère, M. D. Sécrét. gén.
*235) Leprotti, bei Morgagni in Epist. XIV, Art. 11. (m. E. l.)
*236) Leroy, zit. in Dict. des Sc. méd., T. IX, p. 217.
*237) Lesser, in Rusts Magazin, 1834, Bd. LVII, p. 75, 90. (m. E. 25 J. l.)
*238) Leuw, Korrespondenzbl. f. Schweizer Aerzte, 1900, Bd. XXX, No. 8 (Heil. d. Laparotomie); Münch. med. Wochenschr., 1900, p. 591.
239) Lieutaud, Histor. anat. med., Lib. I, Sect. IV. [1) Obs. 510, m. E. tr., 2) Obs. 779, m. E. 50 J. l., 3) Tom. I, Obs. 219, w. E. l., 4) Tom. I, Obs. 70, m. E. 24 J. l.]
*240) Liman, Handbuch der gerichtlichen Medizin, 1889, Bd. II. (m. N. l.)
*241) Linali, Virchow-Hirsch, Jahresber., 1877, Bd. II, p. 441. (w. E. 40 J. l.)
*242) Little, British Med. Journal, 1878, March, p. 417. (w. E. l.)
*243) Livingston, Journal of Obstetr., 1882. (m. N. l.)

*244) Lloyd, S. A., Medical legal mystery. The Lancet, 1882, No. 17, p. 851. (l. tr.)
*245) Lombroso, Virchow-Hirsch, 1874, Bd. I, p. 562. (m. E. tr. l.)
*246) Lorrinser, Med. Zeitschrift v. Verein f. H. in Preußen, 1835, No. 34. (m. E. l.)
*247) Lucatello, Gazzeta degli Ospedali, Milano 1893.
248) Luschka, Archiv von Roser, Wunderlich und Griesinger, 1847, Bd. VI, H. 1, p. 32. Ueber Hernia diaphragmatica. (m. E. 50 J. l.)
*249) Macaulky, Med. observations and inquires, Vol. I, Art. 4. [1) m. N. l. c., 2) w. N. r. c.]
*250) Maccab, Lancet, 1878. (w. K. 15 J. tr.)
*251) Macfadyen, Salzburger Zeitung, 1824, Bd. II, p. 21. (m. E. l. tr.)
*252) Maiden, William, American Journ., 1869, p. 283. (w. K. 7 J. tr. l.)
253) Mall, Fr. P., On the development of the human diaphragm. Bullet. of the Johns Hopkins Hospital, Vol. XII, No. 121—123, Baltimore, p. 158—171, 45 Textfigg.
*254) Malthe, Hernia diaphragm. Norsk Magazin f. Lägered., R. 3, Bd. VI, Forhandl., p. 62, 1877.
*255) Mantell, A., Med. etc. Gazette, 1863, May 9, p. 478. Dublin med. Presse, July 26. Vergl. Presse méd., 34, 1865.
*256) Maragliano, Gazzetta degli Ospedali, Milano 1897.
*257) Marc, zit. bei Popp, l. c. (m. E. tr. l.)
258) Marchand, Mißbildungen, in Eulenburgs Encyklopädie, 1897, 3. Aufl., Bd. XV, p. 432—596.
*259) Markoe, Schmidts Jahrbücher, Bd. CXXI, p. 336. (m. E. tr l.)
*260) Marshall, R. J., Glasgow Med. Journal, 1893, Vol. XV. (l. m. N.)
*261) Martin, Monatsschrift f. Geburtskunde, 1862, p. 403. (l. w. N. c.)
*262) — Bericht der Gesellschaft für Geburtskunde in Berlin, Febr. 1862. (m. N. l. h. v.)
*263) Martin, St. Ange, Schmidts Jahrbücher, Bd. CXXII, p. 336. (K. 15 Tage r. c.)
264) Mayer, O. J., Ueber Hernia diaphragmatica congenita, 32 pp. Berl. Inaug.-Diss. 1891 (Literatur).
265) Maylard, A. E., Glasgow Med. Journal, 1896 (Canstatts Jahresbericht). (m. E. l.)
266) Mecklenburg, Vierteljahrsschrift für gerichtl. und öffentl. Medizin, von J. L. Caspar, Bd. VII, Berlin 1855, p. 160—161.
267) Meckel, Pathol. Anat., Bd. II, p. 465. (m. E. tr. l.) u. zit. bei Zwanziger, p. 26. (w. N. l. h. v.)
268) Meticke, Joh. Fried., mit Loder, Diss. Jena, 1784, 16 pp. (m. E. 30 J. l.)
*269) Michel, Württemberg. Korrespondenzbl., 1853, No. 14. (m. E. 34 J. l. tr.)
270) Millard, Canstatts Jahresbericht, 1856, Bd. III, p. 203. (m. N. l.)

*271) Minnich, Wiener med. Presse, 1875, No. 2, 3. Zwei Ruptur. d. diaphragm. mit Bildung einer Hernia diaphr. (m. E. 35 J. l. tr.)
272) Monnier, A., De la hernie du diaphragme d'origine congénitale, Thèse, Paris 1889, 147 pp., 6 Taf. (Literatur.)
*273) Monro, 1) zit. bei Dreifus, l. c. (w. E. l. 22 J.) 2) Schmidts Jahrbücher, Bd. XXX, p. 91. (m. E. l.)
*274) Monteggia, J. B., Handbuch der patholog. Anat. v. Meckel, Bd. II. (m. E. l. tr.)
275) Morgagni, De sede et causis morborum, Lib. IV, Ep. 54, Art. 10. (m. E 25 J. l. tr.)
*276) Morgan, London Med. Gaz., 1841, May. (m. N. r. c.) Kleinerts Rep., 1834, p. 162. (m. E. tr. l.)
277) Müser, F. G., De hernia diaphragmatis, Berlin. Diss. 1836.
*278) Murchison, London Path. Soc., Vol. XVII, p. 164. (55-j. m. E. r. tr.)
*279) Murphy, Schmidts Jahrbücher, Bd. CXXII, p. 336. (K. 7 Wochen l.)
*280) Naumann, G., Hygieia, Stockholm 1880 (Canstatts Jahresber.). (m. E. l.)
*281) Negri, Annali di Ostetricia, 1885 (Centralblatt f. Gynäk., 1885, p. 560, Liebmann ref.).
282) Neumann, Deutsche medizinische Wochenschrift, 1894. (29-j. m. E. l.)
283) Niemöller, Berliner klinische Wochenschrift, 1892. (35-j. m. E. h. v. l.)
*284) Nobiling, Bayr. Intelligenzblatt, 1870 (1869?), No. 35. (m E. 20 J. l. tr.)
*285) Norris, Gaz. med., 1837, p. 705. (m. E. 19 J. l. c.?)
*286) Oberghaus (Osberghaus?), Caspers Wochenschrift, 1837, No. 24, p. 391. (m. E. l. tr.)
*287) Obtulowicz, Ein seltener Fall von Hernia diaphragmatica. Przeglad lekarski, 1877, No. 17.
*288) Odwyer, Transactions of the American Pediat. Soc. Philadelphia, 1890, I. (m. K. 3½ J. l.)
*289) Oester, Zeitschrift f. prakt. Heilkunde (?). (15 Tage K. l. c.)
*290) Olivet, Journal de Médec. de Lyon, 1843, Juillet. (m. E. 45 J. tr. r.)
*291) Ord, Lancet, 1887, Vol. II, p. 128, 913. (37-j. m. E. l.)
292) Orth, Berl. klin. Wochenschrift, 1872, No. 8, p. 97. (N. m. l. c.)
*293) Pachner, Oesterr. Zeitschrift f. prakt. Heilkunde, Bd. VII, 1861 (Schmidts Jahrb., Bd. CXXI, p. 336).
*294) Pacini, Canstatts Jahresberichte, 1843, Bd. IV, p. 50. (m. E. 33 J. l. tr.)
*295) Pardey, J. M., Australian Medical Journal, Melbourne 1889 (Canstatts Jahresbericht). (m. K. l.)
*296) Pareus, 1) Arzneispiegel, Lib. 9, Kap. XXX, p. 354. (m. E. tr., Mitte d. sehn. T.) 2) zit. bei Dreifus. (m. E. tr. l.)
*297) Parise, 1856. (2-täg. K. h. v. r.) n. Gautier.

298) Paterson, The British Medical Journal, Vol. II, f. 1888, p. 1207—1210. (m. N. l.)
*299) Peacock, London Path. Soc., Vol. XIV, p. 146. (50-j. m. E. l. tr.)
*300) Percy, Dictionn. des Sciences méd., T. IX, p. 217—219. [1) m. E. tr. l., 2) m. E. tr. r., 3) m. E. tr. l., 4) w. E. tr. l.]
301) Peters, C. A. F., Diss. de Hernia diaphragmatica. Göttingen 1834, p. 27. (39 pp.) (9 Monate w. K. l. c.)
*302) Petit, Dict. des Sciences méd. (m. E. 40 J. l.)
*303) — zit. bei Cruveilhier, Traité d'anat. pathol. générale, T. I, p. 618. (Ev. l.)
*304) Pétréquin, Journ. de Méd. de Lyon, 1844. (m. E. 46 J. tr. r.)
*305) Philosoph. Transactions, No. 278, zit. in Act. erud. Lipsiae, 1702, Mens. Dec. (K. l.)
306) Pincus, Vierteljahrsschrift f. ger. Med., N. F., Bd. XVIII, 1873, p. 217.
307) Pitt, G. N., Deficiency of the left half of the diaphragm. Displacement of stomach and intestines into the thorax. Transactions of the Pathol. Society of London, 1891/92, Vol.. XLIII, p. 79.
308) Platner, Morgagni, Ep. 54, Tab. 11 (?).
*309) Plenk, Sammlung von Beobachtungen über Gegenstände der Wundarzneikunde, Wien 1769. (tr. l.)
310) Podrazki, Schußwunde des Zwerchfelles (n. Riedinger).
*311) Polaillon, Union Médic., 1881, No. 97 (nach A. Monnier). Annal. de Gynéc., 1881, April. (m. N. l.)
*312) Popp, in Hüter und Lücke. [1) beobachtet von Gietl, E. w. 18 J. tr. l., 2) beobachtet von Lindwurm, E. m. 22 J. tr. l.]
*313) Portal, 1) Maladies du foie, 1813 (zit. nach Gautier). (m. N. r.) 2) [bei Müser]. (m. E. l.)
*314) Postempski, Bullet. de R. Acad. med. di Roma, 1888/9 und 1889/90, und Verhandlungen des X. internat. Kongresses 1890, Berlin 1891, Bd. III.
*315) Potocki (Potoczki?), Hôpital Lariboisière, Hernies diaphragmat. congénit. etc. (m. N. r. und l.)
*316) Pozzi, Bulletin de la Soc. anat. Paris, 1872. (m. N. l.)
*317) Preuss, Salzburger Zeitung, 1798, p. 265, No. 43. (m. E. 72 J. r. tr.)
*318) Puzey, Lancet, 1877, Vol. II, p. 571. (m. E. 56 J. tr. l.)
*319) Pyl, Aufsätze nach Beobachtungen aus der gerichtlichen Medizin. (n. K. l. h. v.)
*320) Ranby, zit. bei Dreifus, l. c. (K. 2 Mon. l.)
*321) Randolph, Virchow-Hirsch, 1873, Bd. II, p. 605. (K. $3^1/_4$ J. tr. l.)
*322) Reid, 1) Edinburgh Med. and Surg. Journal, Jan. 1840, No. 142. (m. E. 45 J. tr. l.)
*323) — 2) Monthly Journ., 1841, p. 112. (m. E. 34 J. tr. l.)
324) Reinhard, C., Ein Fall von Hernia diaphragmatica. Deutsche mediz. Wochenschrift, 1891, Jahrg. XVII, p. 954—955. (w. E. 27 J. l. tr.)

325) Reisig, A., De ventriculi in cavo thoracis situ congenito, Berlin 1823, Inaug.-Diss., 26 pp., 3 Taf. (24-j. E. tr. l. und 1 Zibethkatze.)
*326) Richters Bibliothek, 1) Bd. I, p. 119. (m. E. tr. l.) 2) Bd. XIII, p. 432. (m. E. tr. l.)
327) Riedinger, Verletzungen und chirurgische Krankheiten des Thorax, 1888, in: Deutsche Chirurgie von Billroth u. Lücke, Bd. XXXVIII—XXXIX. Zwerchfellsverletzungen, Cap. XII, Krankheiten und Verletzungen des Zwerchfelles, § 192—206, p. 200—209. (Daselbst noch Madelung, Lit. 47.) Literatur.
*328) Riverius, zit. bei Dreifus. Id. Obs. med. IV, p. 67. (m. E. 24 J. r. tr.]
*329) Robinson, British Med. Journal, 1860, No. 3. (Schmidts Jahrbücher, Bd. CXXI, 1864, p. 336.)
*330) Rokitansky, Pathol. Anat., Bd. III. (5-j. m. K. Ev. c.)
*331) Roller, Korrespondenzbl. des ärztl. Vereins in Rheinland etc., 1878, No. 20. (m. E. 37-j. tr. l.)
*332) Rossi, Quintil., Schmidts Jahrbücher, Bd. LXXXIX, p. 169. (m. E. 18 J. l. tr.)
333) Roux, W., Programm und Forschungsmethoden der Entwickelungsmechanik der Organismen, Leipzig, Engelmann, 1897.
*334) Rudolphi, zit. bei Fehleisen, 1828. [1) Fötus, l. c., 2) m. E. 57 J. l.]
*335) Rust, Handbuch der Chirurgie, Bd. VIII, p. 515. (m. E. 24 J. l. tr.)
*336) Sargent, Boston Med. and Surg. Journ., 1872.
337) Saxer, Med. Gesellschaft zu Leipzig, 24. Juli 1900. Münch. med. Wochensch., 1900, p. 1580. (33-j. w. E. l. tr.?)
338) Schäffer, O., Münch. med. Wochenschrift, 1890, Jahrg. XXXVII, p. 536, 537. (w. N. l. c.)
*339) Schätzler, Bayr. Intelligenzbl., 1871, p. 122. [1) w. E. 18 J. r. tr., 2) m. E. 22 J. l. tr.]
*340) Schneider, Thèse de Paris, 1873. [1) m. E. 53 J. l., 2) m. E. 27 J. l.]
*341) Schober, zit. bei Kirschbaum. (m. E. l. h. v.)
*342) Schöller, Rusts Magazin f. d. gesamte Heilk., Bd. LIX, 1849. (w. N. r. c.)
*343) Schrant, Nederl. Weekblad, Maars en April, 1854; Schmidts Jahrb., Bd. LXXXIX, p. 169—172. (15-j. m. K. l. c.)
*344) Schröder v. d. Kolk, bei Lambl, p. 218. (m. E. 36 J. h. v. r.)
345) Schröter, G., Ein Fall von Hernia diaphragmatica bei einem Neugeborenen. Königsberg 1889, Diss., 1 Taf., 22 pp. (m. N. l., keine h. v.)
346) Schwalbe, E., Ueber einen Fall von linksseitigem angeborenen Zwerchfellsdefekt etc. Morpholog. Arbeiten von G. Schwalbe, Bd. VIII, Straßburg 1898, Heft 2, p. 135—150, 2 Taf.

347) Schwalbe, E., Ueber kongenitale Zwerchfellhernien. Münch. med. Wochenschr., 1899, No. 1, Sep. p. 1—10. (4 kong. Fälle.)
348) — Beobachtung eines Falles von Hernia diaphragmatica vera (aus dem pathol. Inst. zu Heidelberg). Centralblatt f. allg. Pathol. u. pathol. Anatomie, E. Ziegler u. C. v. Kahlden, Bd. XI, No. 8, 1900, p. 262—266, 1 Textfig.
349) Schwandt, Leyden (m. K.). Monatsschr. f. Geburtsh. und Frauenkrankh., 1857, Bd. IX, p. 167, Verhandl. der Gesellsch. f. Geburtsh., Sitzg. 11. Dezbr. 1856, Diskuss. bei Feilers Vortrag. (Zit. v. Virchow.)
*350) Schwartz et Rochard, Revue de Chirurgie, Paris 1892. (33-j. m. E. l.)
*351) Sears, G., Boston Med. and Surg. Journ., 1895. (m. N. l. c.)
*352) Seiler, Handbuch f. Chir. (h. v. 50-j. m. E.)
*353) Sennert, Pract. Lib. II, Pars II, Cap. XV. (m. E. l. tr.)
*354) Sick, Eine seltenere Form von Hernia diaphragmatica. Berl. klin. Wochenschr., 1886, No. 20, p. 321. (26-j. m. E. tr.)
*355) Simpson, zit. bei Cooper, l. c. (20-j. m. E. tr. l.)
356) Simpson, T. G., Beiträge zur Pathologie der menschlichen Frucht. 2. Teil. Ueber den entzündlichen Ursprung einiger Arten von Brüchen und Mißbildungen bei Föten. (Edinburgh Med. and Surg. Journ., Juli 1839, p. 1.) v. Busch, Neue Zeitschr. f. Geburtsk. etc., Bd. X, Berlin 1841, p. 70—71.
*357) Smith, Heywood, Transactions of the Obstetrical Soc. of London, 1873, Vol. XV, p. 133 (m. Föt. l. c.)
*358) Smith, The principles of for. med., London 1821. (m. E. l. tr.)
*359) Sömmerring, Ueber die Ursache etc. der Nabelbrüche und der Brüche am Bauch und Becken, Wien 1812, p. 93. (K. l. c. Ev.)
*360) Spencer, H. R., Transact. of the Obstetr. Societ. of London, 1891, Vol. XXXII. [1) m. N. r., 2) m. N. r.]
*361) Spessa, Memoria della Societate med.-chir. di Bologna, Vol. I. (Monstr., tot. Mang. d. Zwerchfelles.)
*362) Spilman, Americ. Med. Review, Vol. III, No. 5, 1859, p. 879. (Schmidts Jahrbücher, Bd. CXXI, p. 336.) (m. E. l. tr.)
*363) St. André, Philos. Transact., Vol. XXX, No. 351, p. 580. (m. E. l. tr.)
*364) St. Thomas Hospital, London, zit. bei Gruber, l. c. (m. Föt. l. c.)
*365) Stehelin, Tent. med. Thes. 3, in Voigtels Handbuch d. pathol. Anat., Bd. II, p. 189. (w. Föt. l. c.)
366) Stierling, H. G., De herniis diaphragmatis, Diss. Heidelberg, 1834, 16 pp., 3 Taf.
367) Streng, Vierteljahrsschr. f. prakt. Heilkunde, Jahrg. 13, Prag 1856, Bd. XLIX, p. 178. (w. N. l.)
368) Struppler, Demonstration eines Falles von Hernia diaphr. 19. Kongr. f. innere Med. Berlin, 16—19. April 1901. (Klin. Fall, m. E. lebend.) Berl. klin. Wochenschr., 1901, p. 496 (1216); Münch. med. Wochenschr., 1901, p. 811.
*369) Taylor (m. E. l. tr.) (n. Lacher, No. 176.)

*370) Textor, Bayr. Intelligenzbl., No. 20, 1847.
*371) Thiriar, Sur la rupture du diaphragme. La Presse médicale Belge, 1880, No. 36. (E. l. tr.)
372) Thoma, R., 4 Fälle von Hernia diaphragmatica cong. Virch. Arch., Bd. LXXXVIII, 1882, Heft 3, p. 515—555. (Literatur.)
*373) Thurneisen, Diss. Basel, 1777.
374) Torsujeff, Centralbl. f. Chirurgie, 1875, No. 39. (m. E.l. tr.)
*375) Tompson, Todd, Lond. Gazette, 1847, Oct. (m. E. 74 J. l. tr.)
*376) Traill, zit. bei Reid, l. c. (m. E. l. tr.)
*377) Travers, zit. bei Duchaussoy, p. 348. (m. E. tr. r.)
*378) University College, Hospital, 1872. Virch.-Hirsch, 1872, Bd. II, p. 523. (w. E. 28 J. l. tr.)
379) Uskow, N., Ueber die Entwickelung des Zwerchfelles, Pericardiums und Cöloms. M. Schultzes Archiv f. mikrosk. Anatomie, v. la Valette St. George und Waldeyer, Bd. XXII, Bonn 1883, p. 143—219, 4 Taf., 3 Holzschn. (Aus dem anat. Instit. zu Straßburg.)
*380) Valentinus, zit. bei Dreifus. (m. E. l. tr.)
*381) Valette (Delore), Gaz. des Hôp., 1852, p. 455. (m. E. 38 J. l. Ev.)
*382) Vallin, Gaz. hebd. de Méd. et Chirurg., 1873, Déc. (m. E. 25 J. l. tr.)
*383) Vedie, Virch.-Hirsch, Jahresber., 1871, Bd. II, p. 451. (m. E. l.)
*384) Velpeau (m. E. r. tr.) (n. Lacher, No. 225.)
*385) Verardini, Gaz. med. ital. lombard., 1881, No. 13.
*386) Vetter, Aphorismen aus der pathol. Anatomie, Wien 1803, p. 145. [1) K. 6 Woch. l. c., 2) m. E. l.] als Vitter Schmidts Jahrb., Bd. CXXII, p. 336. (E. l.)
*387) Vetzien, Virch.-Hirsch, 1871, Bd. II, p. 371. (m. E. tr. l.)
*388) Vicq d'Azyr, Mémoires de l'Académie des Sciences, 1772. (m. N. r. h. v.)
389) Virchow (40-j. m. E.), Würzb. Samml., Diskuss. von Feilers Vortrag. Verhandl. d. Gesellsch. f. Geburtsh., Sitzg. 11. November 1856. Monatsschr. f. Geburtsh. etc., 1857, Bd. IX, p. 167.
*390) Vrolik, (W.), Verhandelingen van het Genootsschap ter Bevordering d. genees. etc. Amst., II (Schmidts Jahrbücher, Bd. C, p. 167—169), und Tab. ad. illustrandam embryogenesin, Tb. 69, 2 Fälle. (c. N.)
*391) Wagner, Archiv d. Heilk., 1864. (m. E. 48 J. tr. l.)
392) Waldeyer, Ueber die Beziehungen der Hernia diaphragmatica congenita zur Entwickelungsweise des Zwerchfelles. Deutsche med. Wochenschr., Jahrg. 10, No. 14, Berlin 1884, p. 211—212.
*393) Waton, E., Gaz. des Hôpitaux, 1863, p. 35. (m. E. 22 J. l. tr.) Zur Kasuistik der Zwerchfellsbrüche.
*394) Weed, G. A., Diaphragmatic hernia. Philadelph. Med. and Surg. Rep., 1887, Dec. 15, p. 647. (50-j. m. l. tr.)

395) Wegscheider, Monatsschrift f. Geburtskunde, 1857, Bd. IX, p. 167. (3-j. m. K. l.) Verhandl. d. Gesellsch. f. Geburtsh., Sitzg. 11. November 1856, Diskussion bei Feilers Vortrag.
396) Weischer, A., Rupt. und Bruch des Zwerchfelles. (28-j. m. E. tr. l.) Centralbl. f. Chirurgie, 1900, No. 38, p. 963—965.
*397) Welsh, The Aesculapian, New York 1884, No. 92. (Virch.-Hirsch, 1885.)
398) Wertheim, Neue Zeitschrift f. Geburtskunde, Bd. III, 1836, p. 396—401. (m. N. l. c.)
399) Weyland, Duos exhibens casus dislocationis viscerum nonnullorum abdominis memoratu dignos. Diss. Jena, 1831, 24 pp., 3 Taf. [1) w. N. l. c., 2) m. K. 7 J. l. c.] (Siehe auch Busch: gemeinsamer Fall.)
400) — Journal f. Geburtshülfe v. Siebold, Bd. XII, 1832, p. 1.
401) Widenmann, Gesellschaft f. Charité-Aerzte Berlin, Sitzung 28. Februar 1901. Münch. med. Wochenschr., 1901, p. 438. (40-j. m. E. l. lebend. klin. Fall.)
402) Widerhöfer, Aus der k. k. Wien. Findelanstalt. Jahrbuch f. Kinderheilkunde, Bd. II, Wien 1859, p. 39—41. (m. K. 14 Tge. l. c.)
403) Wilde, Gemeinsame Zeitschrift f. Geburtskunde (Busch, Mende, Ritgen), Bd. VI, 1831, p. 483. (w. N. l. c.)
*404) Wilks, Lancet, 1858. (m. E. 37 J. l. tr.)
*405) Williamson, Military Surgery, London 1863. (22-j. m. E. l. tr.)
*406) Willigk, Sektionsergebnisse der Prager patholog.-anat. Anstalt. Prag. Vierteljahrsschr., Bd. LI, 1856, p. 33. [1) m. K. 7 Tage l. c., 2) 33-j. m. E. r. u. l.)
*407) Woodworth, New York Med. Journal, 1874, April. (m. E. tr. l.)
*408) Wright u. Cooper, Medico-chirurgical Transact. London, 1825. (m. E. 27 J. tr. l.)
409) Würth, O. R. A., Ueber Zwerchfellsbruch. Diss. Würzburg, 1847, 26 pp., 1 Taf. (m. E. 57 J. r.)
410) Zwanziger, De hernia diaphragmatica. Diss. Halae, 1843, 38 pp. (w. N. l. c.)

b) Bei Säugetieren[1]).

(Abkürzungen: ESB. = Ellenberger-Schütz-Baumm, s. Text; GH. = Gurlt-Hertwig, s. Text; BF. = Bayer-Fröhner, s. Text.)

*411) Anacker, Tierarzt, 1886, p. 147. Riß im Zwerchfell einer Kuh mit Verlagerung des hinteren Teiles des einen Lungenflügels in die Bauchhöhle etc. (ESB., 1887, 6. Jg., p. 106.)
*412) Antonini, Bildungsfehler am Herzbeutel und Zwerchfelle bei einem Hunde. Giorn. della R. Soc. ed. Accad. Vet. It., p. 618. (ESB., 21. Jg., 1902, p. 190.)

1) Die folgenden Notizen sammelte ich vorwiegend in der Bibliothek des Herrn Dr. Klee, Direktor der hiesigen Veterinärklinik, dem ich auch hier meinen verbindlichsten Dank aussprechen möchte.

*413) Bärner, Eine seltene Kolikursache beim Pferde. Zeitschr. f. Tiermedizin, Bd. III, p. 333, 1899. (ESB., 19. Jg. 1900, p. 114.)
414) Bayer, J., u. Fröhner, E., Handbuch der tierärztlichen Chirurgie und Geburtshülfe, Bd. III, 2. Teil, Wien u. Leipzig 1899. Bd. VI, H. 2, Hernia diaphragmatica, Chirurg. Krankheiten des Magens und Darmes von W. Gutmann, Dorpat, p. 120—123 ff. (Literatur.)
*415) Barnik, Zwerchfellbruch bei einem Pferde. Zeitschrift f. Veterinärkunde, Bd. XII, No. 11, p. 515. (ESB., 20. Jg., 1901.)
*416) Beaudier, Hernie diaphragmatique. Rec. de Méd. vét., 1887, p. 98. (BF., ESB., 1888, 7. Jg., p. 65—66.)
*417) Berger, Badische Tierärztl. Mitt., 1888. (BF.)
*418) Berndt, 2 Fälle von Zwerchfellszerreißung mit Haubenvorfall in der Brusthöhle. Archiv etc. f. wissenschaftl. und prakt. Heilk., 1889, p. 298. (BF. und ESB., 1890, 9. Jg., p. 102.)
*419) Besnard, Ein Fall von Zwerchfellsbruch (Hernia diaphragmatica) beim Hunde. Rev. vétér., 1880, p. 422. (BF. u. ESB., 1887, 6. Jg., p. 111.)
*420) Biot, Angeborener Zwerchfellsbruch beim Schwein. Rec. de Méd. vét., 1899, p. 418. (ESB., 1900, 19. Jg., p. 114, 117.)
*421) Bizzi, Zwerchfellbruch beim Pferde. Giorn. della R. Soc. vet. It., T. I, No. 5. (ESB., 1901, 20. Jg., p. 114, 116.)
*422) Blanc, Journal de Méd. vét. Lyon, 1891. (BF.)
*423) Blanchard, Remarquable observation de hernie. Rec. de Méd. vét., 1891, No. 13. (BF. u. ESB., 1892, 11. Jg.)
*424) Bösenroth, Mitteilungen aus der tierärztlichen Praxis im preußischen Staate, 1857/58. (BF.)
*425) Bouley, Rec. de Méd. vét., 1850 (n. BF.) diagnost.
*426) Brauell, Zeitschrift f. d. ges. Tierheilkunde und Viehzucht von Nebel u. Vix., 1837 (n. BF.) diagn.
*427) — Jahresbericht der Klinik zu Alfort. Rec. de Méd. vét., 1842 u. 1846. (BF.)
*428) Bril, Ref. Kochs Rev. f. Tierheilk., 1884. (BF.)
*429) Brun, Zwerchfellriß infolge von dauernder abnormer Erweiterung des Magens beim Pferde. Bull. de la Soc. cent. de Méd. vét., p. 334. (ESB., 1901, 21. Jg., p. 119.)
430) Bürger-Dressler, Atrophie des Zwerchfells und infolge derselben Zerreißung und plötzlicher Tod bei 12-j. Stute. (GH., 1855, 21. Jg., 2. Heft; Dressler, Miscellen, No. 10, p. 245—246.)
*431) Buri, R., Situs ventriculi abnormis. Schweiz. Arch. f. Tierheilk., Bd. XXXV, 1893, p. 13. (ESB., 1893, 13. Jg., p. 94, 97.)
*432) Cadiot, Bullet. de la Soc. centr. de Méd. vét., 1890. (BF.)
*433) Camillo, Zwerchfellsbruch beim Pferde. La Clinica vet., p. 66. (n. ESB., 1898, 17. Jg., p. 94.)
*434) Campi, Rottura del diaframma con spostamento dei visceri nella cavità toracica etc. Il Medico vet. r., 225. (ESB., 1888, 7. Jg., p. 65, 66.)

*435) Carette, Un cas de hernie diaphragmatique chez le cheval. Annal. belg., p. 661. (ESB., 1885, 4. Jg., p. 91, 94.)
*436) — Ueber Zwerchfellbruch. Etat. sanit. brab., 1883, p. 37. (ESB., 1887, 6. Jg., p. 94, 98.)
*437) Casparini, ref. Deutsche Zeitschrift f. Tiermed. u. vergl. Pathol., 1880.
*438) Cuvier, Tierreich, übers. von Voigt, Bd. I, p. 87. Simia Babouin.
439) Cuedt, Zerreißung des Zwerchfelles bei Pferden. (GH., 1851, Bd. XVII, 2. H., p. 216—219.)
*440) Davis, W. R., Zwerchfellsruptur und Hernie des Grimmdarmes. The Veterinary Journal, Vol. XLIII. (ESB., 1897, 16. Jg., p. 97.)
*441) Dessaut, Annal. de Méd. vét. Brux., 1868 (n. BF.) diagnost.
*442) Delmer, Mediastinale Zwerchfellshernien. Bull. de la Soc. cent. de Méd. vét., p. 197. (ESB., 1902, 21. Jg., p. 119, 123.) 7-j. Kuh.
*443) Druit, ? Katze.
*444) Eberhard, Repertor., 1877. (BF.)
445) Ellenberger u. Baumm, Topographische Anatomie des Pferdes, 1897, p. 63 ff.
446) Ellenberger u. Müller, Handbuch d. vergl. Anatomie d. Haustiere, Berlin 1896, 8. Aufl., p. 278, 279, 788 ff.
447) Ellenberger, Schütz u. Baumm, Jahresberichte über die Leistungen auf dem Gebiete der Veterinärmedizin, 1882—1902, 21 Bde.
*448) Eloire, Rec. de Méd. vét., 1890. (BF.)
*449) Engelen, Deutsche Tierärztl. Wochenschr., Bd. IV, p. 2. Eindringen des Magens durch einen alten Zwerchfellriß in die Brust- (nicht Bauch-!)höhle des Pferdes. (ESB., 1897, 16. Jg., p. 75.)
*450) Faber, Middelrifsbreuck bij en paard. Holl. Zeitschr., Bd. XII, p. 216. (ESB., 1884, 3. Jg., p. 91, 93.)
*451) Faller, Hernia diaphragmatica congenita. Preuß. Mitteil., p. 47. (ESB., 1884, 3. Jg., p. 91.)
*452) Fausel, Repertor., 1847. (BF.)
*453) Fentzling, Zwerchfellriß und Darmblutung bei einem Pferd. Bad. Mitteil., No. 118. (ESB., 1885, 4. Jg., p. 91/94.)
*454) Frauenholtz, Mitteil. aus der tierärztlichen Praxis im preuß. Staate, 1876/77. (BF.)
*455) Fünfstück, Sächs. Jahresberichte, 1878. Hund, cong. H. (BF.)
*456) Gabriel, The Veterinarian, 1846. (BF.)
*457) Gasagnani, Chronischer Zwerchfellsbruch. Giornale di Veterinaria militare. (ESB., 1891, 10. Jg., p. 97.)
458) Gollmann-Fass, Zwerchfellsbruch und Verwachsung des Dünndarmes mit den Rippen und dem Herzbeutel. (GH., 1839, Bd. IV, H. 12, p. 495—498.)
*459) Gowing, The Veterinary Record, 1848. (BF.)

*460) Grams, Ueber alte vernarbte Zwerchfellsrupturen. Berl. tierärztl. Wochenschr., 1893, p. 464. (ESB., 1894, 13. Jg., p. 95, 97.)
*461) Goubaux, Rec. de Méd. vét., 1871. (BF.) Esel und Löwe kong.
*462) Greaves, The Veterinarian, 1866. (BF.)
463) Grosskopf, VII. Hernia phrenica bei einem Pferde l. (GH., 1848, Bd. XIV, H. 3, p. 347—360.)
464) Gurlt, E. F., Ueber tierische Mißgeburten, Berlin 1877.
465) Gurlt u. Hertwig, Magazin f. gesamte Tierheilkunde, 21 Bde.
*466) Haan, Bemerkungen zur Aetiologie der Zwerchfellsruptur beim Pferde. Lyon. Journ., p. 569. (ESB., 1893, 12. Jg., p. 94, 97).
*467) Heck, W. A., Ein Beitrag zur Symptomatologie der Zwerchfellszerreißungen. Am. Veter. Review, Vol. XXI, No. 10, Jan. Pferd. (ESB., 1899, 18. Jg., p. 102.)
*468) Hennigton, The Vet. Rec., 1848. (BF.)
*469) Henry, Rec. de Méd. vét., p. 690. Pferd. (ESB., 1898, 18. Jg.)
470) Hildach, VII. Zwerchfellsbruch und Durchtritt eines Teiles der Haube etc. bei einer Kuh. (GH., 1848, 14. Jg., 1. H., p. 110—114.)
*471) Jacotin, Rec. de Méd. vét., p. 5. Pferd. (ESB., 1898, 18. Jg., p. 102.)
*472) Illek u. Wohlmuth, Hemmungsbild. bei einem Kalbe. Tierärztl. Centralbl., Bd. XXIV, No. 22, p. 308. (ESB., 1902, 21. Jg., p. 190/191.)
*473) Johanson, Ruptur des Diaphragmas bei einem Pferde. Svensk. Veterinar. Tidskrift, Bd. VI, p. 162. (ESB., 1902, 21. Jg., p. 119.)
*474) Kämmerer, Alter Vorfall eines Leberlappens in die Brusthöhle beobachtet bei einer Kuh. Bad. tierärztl. Mitt., 1876, p. 27. (ESB., 1883, 2. Jg., p. 75, 77.)
*475) Kandler, Monatsheft der Tierärzte in Oesterreich, 1882. (BF.)
*476) Kautz, Mitteil. aus der tierärztlichen Praxis im preußischen Staate, 1854/55. (BF.)
*477) Kiefer, Tierärztliche Zeitschrift, Karlsruhe 1844. (BF.)
478) Kitt, Th., Lehrbuch der pathol. Anatomie der Haussäugetiere, Stuttgart 1901, 2. Aufl., Bd. II, p. 9 ff.
*479) Kläber, Zur Kasuistik der Zwerchfellsbrüche. Berl. tierärztl. Wochenschr., 1892, No. 328. (BF. und ESB., 1893, 12. Jg., p. 94.) Hund kong.
*480) Knudsen, Hernia diaphragmatica. Tidsskrift of Veterinärer Kjobenhavn, p. 53. (ESB., 1888, 7. Jg., p. 65, 66.)
*481) Köpke, Berlin. Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilk., 1889, p. 297. (ESB., 1890, 9. Jg., p. 102/3.)
*482) Kovats, Zwerchfellhernie beim Pferde. Veterinarius, No. 8. (ESB., 1896, 15. Jg., p. 96.)
*483) Kundler, Zwerchfellriß bei einem Pferde. Monatsschr. d. Ver., p. 181. (ESB., 1883, 2. Jg., p. 75.)
*484) Kurth, Annal. de Méd. vét., 1861. (BF.)

*485) Kvatschkoff, Ruptur des Zwerchfelles beim Pferde. Les Progrès vét., No. 3. (ESB., 1899, 18. Jg.)
*486) Ladague, Rec. de Méd. vét., 1880. (BF.)
*487) Lees, The Vet. Journ., Vol. XXVII, p. 163. (ESB., 1889, 8. Jg., p. 112.)
488) Lehnhardt, Riß im Zwerchfell und Vorfall der Haube in die Brusthöhle bei einer Kuh. (GH., 1849, 15. Jg., 3. Heft, p. 325—329.)
489) Lindenberg, Zwerchfellbruch und Verwachsung des Dünndarmes mit dem Herzbeutel, den Rippen und den Rändern des Risses. (GH., 1846, 9. Jg., 1. H., p. 87—89.)
*490) Littre, Voigtels Jahrb., p. 192. Hund kong.
*491) Lorge, V., Hernie diaphragmatique hépatique congénitale et atrophie d'une portion du ventricule gauche du cœur chez un âne. Journ. du Méd. de Bruxelles, Août, p. 126. (Annal. de Méd. vét. Bruxelles, 1872, p. 653; Virch.-Hirsch, 1872, p. 607, 610.)
*492) Lowe, Sogen. Zwerchfellsbruch bei einem Pferde. Journal of comp. Path. and Therap., Vol. VII, 1894, p. 75. (ESB., 1895, 14. Jg., p. 110.)
*493) Maessen, Mitteil. aus der tierärztl. Praxis, 1857/58. (BF.)
*494) Malet, Rev. vét., 1880. (BF.)
*495) Martin, Annal. de Méd. vét. Bruxelles, 1866. (BF.)
496) Martin, P., Handbuch der Anatomie der Haustiere, Stuttgart 1892, 3. Aufl., Bd. I, p. 382 ff.
*497) Mathis, Zwerchfellsbruch bei der Katze mit Durchtritt des ges. Darmk. in die Brusthöhle. Journal de Méd. vét. et de Zootech., 1893; Lyon Journ., p. 135. (BF. u. ESB., 1894, 13. Jg., p. 95—97.)
*498) Merkle, Zwerchfellszerreißung beim Pferde. Wochenschr. f. Tierheilk., p. 301. (ESB., 1902, 21. Jg., p. 119.) Bad. tierärztl. Mitteil., 1890. (BF.)
*499) Michalski, Ueber einen Fall von Hernia diaphragmatica. Zeitschr. f. Veterinärkunde, Bd. V, p. 535. (ESB., 1894, 13. Jg., p. 95.)
*500) Militärrapport, Zerreißung des Zwerchfelles bei einem Pferde. Vet. Zeitschrift, 1899, p. 304. (ESB., 1890, 9. Jg., p. 102—103.) Ebenda, 1891, p. 113. (ESB., 1893, 12. Jg., p. 97.)
*501) Moir, Bemerkenswerter Obduktionsbefund. Vet. Journ., Bd. XXXI, p. 320. (ESB., 1891, 10. Jg., p. 98.)
*502) Mouquet, Recueil de Méd. vét., No. 4, p. 118. Bull. de la Soc. centr. méd. vét., 1896. (ESB., 1897, 17. Jg., p. 77.)
*503) Neyraud, Hernie diaphragmatique ancienne. Journ. de Méd. vét. et de Zootechnic; Rec. de Méd. vét., No. 19, Lyon Journ., p. 76. (ESB., 1892, 11. Jg.)
*504) — Lyon Journ., p. 579. (ESB., 1896, 15. Jg.)
*505) Novotny, Zwerchfellriß und Einklemmung eines Teiles der linken unteren Grimmdarmlage.

*506) Pearson, F. B., Zwerchfellsruptur. The Veterinary Journ., N. F. Vol. I, No. 3, p. 164. Pferd. (ESB., 1901, 20. Jg., p. 114.)
*507) Pehrson, Journ. de Vét. du midi., 1861. (BF.)
*508) Percival, The Veterinarian, 1853. (BF.)
*509) Peyraud et Lesbre, Journ. de Méd. vét. d. Lyon, 1895. (BF.)
*510) Piepenbrock, Loch im Zwerchfell und Einklemmung der Haube bei einer Kuh. Tod derselben. Preuß. Mitteil., N. F. Bd. VI, p. 45. (ESB., 1882, 1. Jg., p. 56.)
*511) Pitzschke, Verhandl. der Physikal.-med. Gesellsch. zu Würzburg, 1872, N. F. Bd. III. Ochse.
*512) Prakke, Ref. Repertorium, 1848. (BF.)
*513) Prangé, Rec. de Méd. vét., 1843. (BF.)
*514) Preußischer Militärrapport, Ueber Zwerchfellszerreißung, 1893, p. 92. (ESB., 1895, 14. Jg.)
*515) Regio, Giornale di Veterinaria militare. (ESB., 1891, 11. Jg., p. 98.)
516) Reisig, A., De ventriculi in cavo thoracis situ congenito. Inaug.-Diss. Berlin, 1823, 26 pp., 3 Taf. Zibethkatze, Viverra.
*517) Richter, Zeitschr. f. Veterinärk., 1891. (BF.)
*518) Rind, Zwerchfellsbruch und Verwachsung einer Dünndarmschl. mit Lunge etc. Berl. tierärztl. Wochenschr., 1890, p. 74. (ESB., 1891, 10. Jg., p. 98.)
*519) Rivière, Zwerchfellshernie und Tod beim Pferde. Rec. de Méd. vét., p. 324.
*520) Rink, Repertorium, 1883. (BF.)
*521) Roebbert, Zwerchfellsbruch und Vorfall der Haube bei einer Kuh. Sächs. Ber., p. 140 (?). (ESB., 1898, 17. Jg., p. 94).
*522) Rogge, Zwerchfellsruptur beim Pferde. Ad. Wochenschr. f. Tierheilkunde, 1883, p. 42. (ESB., 1884, 3. Jg., p. 105.)
*523) Roy, Zwerchfellshernie beim Pferde. Revue vétér., p. 324. (ESB., 1898, 17. Jg., p. 94.)
*524) Saccani, Beitrag zur Lehre von den angeborenen Zwerchfellsbrüchen. Nuovo Ercolani, Vol. III, p. 359, 371. (ESB., 1899, 18. Jg., p. 99, 102.) Schwein.
*525) Samiewsky, Ein angeborener diaphragmatischer Leberbruch bei einer Kuh. Petersburger Archiv f. Veterinärwissensch., No. I, p. 37. (ESB., 1898, 17. Jg., p. 97.)
*526) Sauth, Mitteil. aus der tierärztlichen Praxis im preußischen Staate, 1853/54. (BF.)
*527) Schlampp, Münchener Jahresberichte, 1893/4. (BF.)
*528) Schmaltz, Ueber eine Zwerchfellszerreißung beim Pferde. Ad. Wochenschr. f. Tierheilk., 1886, p. 24. (ESB., 1887, 6. Jg., p. 107.)
529) Schneidemühl, G., Lehrbuch der vergl. Pathologie des Menschen und der Haustiere, Leipzig 1898, p. 636.
530) Schrader, GH., 1861, 27. Jg., 1. H., IV, 2, ein kompl. Eingeweidebruch, p. 97—102.
*531) Schurink, Diaphragmatical hernia. Holl. Zeitschr., Bd. XIV, p. 274. (ESB., 1888, 7. Jg., p. 65, 66.)

*532) Serres, Journ. des Vétérinaires du midi. (BF.)
*533) Sperling, Perforation einer Echinococcusblase in dem Thoraxraum. Deutsche tierärztl. Wochenschr., Bd. VI, p. 270. (ESB., 1899, 18. Jg., p. 100.)
*534) Thierry, Journal de Méd. vét. Lyon, 1869, 1880. (BF.)
*535) Thomas, Zwerchfellriß als Ursache öfterer Kolik. Sächs. Bericht, p. 171. (ESB., 1895, 14. Jg.)
*536) Todkopaew, Petersburg. Arch. f. Veterinärmed., 1896.
*537) Vogel, Alte Zwerchfellsruptur. Berl. tierärztl. Wochenschr., 1894, No. 15. (ESB., 1895, 14. Jg.)
*538) Vuibert, Rec. de Méd. vét., 1871. (BF.)
*539) Werner, Ruptur des Zwerchfelles bei einem Pferde. Berl. tierärztl. Wochenschr., No. 7. (ESB., 1892, 11. Jg.)
*540) Wiart et Pecus, Journ. de Méd. vét. et de Zool., 1895. Lyon Journ., p. 724. (ESB., 1896, 15. Jg.) (Pecus, Journ. de Méd. vét., T. L, p. 262. [ESB., 1900, 19. Jg., p. 114.].)
541) Waltrup-Gurlt, Krankheitserscheinungen bei dem Vorhandensein eines Zwerchfellrisses bei einem Pferde (Hengst). GH., 1836, 2. Jg., 4. H., p. 442—446.
*542) Woodger, The Veterinary Record, 1848. (BF.)
*543) Young, Alte Zwerchfellsrupturen etc. The Veterinary Record, Vol. LXVII, p. 259. (ESB., 1895, 14. Jg.)
*544) Zimmermann, Tierärztl. Zeitschrift, 1848. (BF.)

Nachtrag zu a):
*545) Grönlund, M., Hosptid., VII, 24, p. 655.
*546) Vidal, Traité de path. ext., Tome IV.

Sichtung der Fälle in der Literatur.

Die in vorliegender Literatur enthaltene Kasuistik ist schon öfters zusammenfassend verwertet worden.

Die letzte Arbeit von Grosser (160) weist 433 Fälle auf (bei einer Anzahl doppelt gezählter Fälle!). Die tatsächliche Zahl ist inzwischen noch etwas vermehrt worden (seit 1899).

Man unterscheidet zwei große Gruppen, in denen die erworbenen den kongenitalen Hernien gegenübergestellt werden. Für unsere Zwecke steht natürlich die erste Gruppe (bei Grosser 181 Fälle) außer Frage.

Was die zweite Gruppe anbetrifft, so konnte ich selbst Notizen über 235 kongenitale Fälle sammeln, welche ich in folgende Tabelle einordnete (über die 8 Fälle der Hertzschen Arbeit [180] siehe im Nachtrag).

Die Veterinärliteratur, welche über Zwerchfellshernien der Säugetiere Aufschluß gibt, enthielt unter 99 nur 14 kongenitale Fälle; ich habe von ihrer Verwertung Abstand genommen, weil

die Beschreibung der Fälle, von einzelnen abgesehen, nicht genau genug ist.

Tabelle über die als kongenital bezeichneten Zwerchfellshernien beim Menschen: 235 Fälle:

	Körperseite	weiblich	männlich	ohne Angabe	Summa
A. Einseitiges Auftreten der Hernie					225 Fälle
I. Hernia vera					28 „
a) Erwachsene	rechts	2	1	—	3
	links	4	5	2	11
Summa für Erwachsene		6	6	2	14
b) Kinder	rechts	—	—	—	—
	links	—	2	—	2
Summa für Kinder		—	2	—	2
c) Neugeborene u. wenige Tage alte Kinder	rechts	1	1	2	4
	links	4	2	2	8
Summa für Neugeborene		5	3	4	12
Summa für Hernia vera		11	11	6	28
II. Hernia spuria					197 Fälle
a) Erwachsene	rechts	1	3	—	4
	links	12	25	4	40
Summa für Erwachsene		13	28	3	44
b) Kinder	rechts	2	—	1	3
	links	4	9	4	17
Summa für Kinder		6	9	5	20
c) Neugeborene u. wenige Tage alte Kinder	rechts	4	11	4	19
	links	27	56	31	114
Summa für Neugeborene		31	67	35	133
Summa für Hernia spuria		50	104	43	197
B. Beiderseitiges Auftreten der Hernie					9 Fälle
a) Erwachsene		1	1	—	2
b) Kinder		—	2	—	2
c) Neugeborene		1	—	4	5
Summa f. beiderseit. Hernien		2	3	4	9
unzugängliche Fälle		—	1	—	1 Fall
Gesamtsumme der kongenitalen Hernien		63	119	53	235 Fälle

Was das Geschlecht anlangt, so entfallen von 182 Fällen 119 = 65,4 Proz. auf das männliche und 63 = 34,6 Proz. auf das weibliche Geschlecht. Bei LEICHTENSTERN (233) waren die entsprechenden Zahlen von 65 Fällen 35 = 54 Proz. und 30 = 46 Proz. Starke Verschiebungen ergibt die gesonderte Betrachtung der beiden Bruchformen. An der Hernia vera (22 Fälle) sind beide Geschlechter zu 50 Proz. (je 11 Fälle) beteiligt[1]). Dagegen besitzen 104 männliche = 67,6 Proz. und nur 50 weibliche Individuen = 32,5 Proz. eine Hernia spuria.

Die beiden Körperseiten verhalten sich in 225 Fällen wie 192 linke (= 85,3 Proz.) zu 33 (= 14,7 Proz.) rechte. Bei beiden Bruchformen lauten die Zahlen gesondert für die Hernia vera: 21 (= 75 Proz.) links zu 7 (= 25 Proz.) rechts, Hernia spuria: 171 (= 87 Proz.) links zu 26 (= 13 Proz.) rechts.

Das starke Zurücktreten der rechten Seite läßt vermuten, daß hierbei besondere Momente mitspielen müssen. Als Grund hierfür wird wohl mit Berechtigung die schützende Lage der Leber rechterseits angegeben.

Eine Vergrößerung der Leber fand sich bei den 138 Fällen von Hernia spuria bei Neugeborenen in 23,2 Proz. (32 Fälle); eine Milzvergrößerung wurde 4 mal notiert.

An Besonderheiten sind daselbst noch 9 mal verschiedene Grade von Hemicephalie, 8 mal Hasenscharten und 7 mal unterbliebener Descensus testiculorum verzeichnet worden.

Die absolute Häufigkeit ergibt sich, da meine 6 Fälle einer Leichenzahl von 10 700 des hiesigen Institutes gegenüberstehen, zu 56 auf 100 000.

Ueber die Ursachen, welche den angeborenen Zwerchfellsdefekten zu Grunde liegen, ist nichts Sicheres bekannt. Auch meine 6 Fälle gewähren keinen Anhalt in ätiologischer Hinsicht.

Die Möglichkeit liegt jedoch vor, daß sie auf Bildungshemmung beruhen. Vorausgesetzt, daß dies richtig ist, lassen sich Grade des Defektes unterscheiden und auf eine Hemmung der normalen Entwickelung in bestimmten Zeiträumen zurückführen.

Bei einer Sichtung in diesem Sinne fallen zuerst die Herniae verae als nach Abschluß des Zwerchfelles entstanden fort. Ferner erscheint es bedenklich, die bei Erwachsenen und älteren Kindern beschriebenen Fälle heranzuziehen. Hierdurch wird die Zahl auf

---

1) Die Fälle von LACHER-AUTENRIETH und SCHRÖTER sind irrtümlich als Herniae verae bezeichnet.

138 an Neugeborenen und wenige Tage alten Kindern beobachtete Fälle beschränkt. (A. II. c. und B. c.)

Und hier scheiden endlich noch die ungenau beschriebenen Fälle, darunter 11 von halbseitigem Fehlen des Zwerchfelles, welche oberflächlich und besonders ohne Berücksichtigung der Innervation beschrieben sind, sowie 2 Totaldefekte an Monstrositäten (Spessa 361 und Vrolik 390) aus.

Wenn dann noch die den Zwerchfellmuskel nicht betreffenden Defekte des Centrum tendineum sowie einige Spaltungen des Muskels außer acht gelassen werden, so bleiben schließlich 71 Fälle übrig. Hiervon weisen 37 keine weitere Abnormität auf (52,1 Proz.).

Grade des Defektes.

I. Kleiner Defekt hinten, Gegend des Foramen Bochdaleki.

II. Größerer Defekt hinten und seitlich: restierende vordere Sichel oder Halbmond. Lumbalteil wenig verschmälert.

III. Großer Defekt hinten und seitlich: restierende vordere Sichel oder Halbmond. Lumbalteil defekt.

Zur I. Gruppe rechne ich: 20 Fälle.

a) Links die Fälle von: Ahlfeld (4), Bischoff (36) Fall a, Bohn (41) Fall a, Carruthers (68), Chambrelent et Princeteau (71), Fischer (123), Gautier (145), Clin. Beaudel. No. 561, mein Fall V, Gilman (152), Gruber (163), Hoffmann (187), Kocher (216) II, Mayer (264), Pachner (293), Schwalbe (347) Fall III und Wertheim (398), Summa = 16 Fälle.

b) Rechts: Duguet (105), Flöck (127), Giles (150), Schwalbe (347) Fall II, Summa = 4 Fälle.

Zur II. Gruppe: 33 Fälle.

a) Links: Bischoff (36) Fall b, Bischoff (36) Fall c, Bochdalek (40), Broomal, Anna (58), M'Clintock (78), Dubois (103), Dumont-Pallier (106), Frantz (136), mein Fall II, III und VI, Gruber (163) 2 Fälle, Hausmann (176), Hertz (180) Fall II, IV, Kaup (210) Fall II, Kohn (218), Korn (219), Lacher (223) Fall III, Livingston (243), Paterson (298), Pozzi (316), Revue de Hayem, Monnier (272), Robinson (329), Schäffer (338), Zwanziger (410), Summa = 27 Fälle.

b) Rechts: Blöst (38), Bohn (41) No. II, Bouchaud (47), Kocher (216) Fall I, Potocki (315), Schöller (342), Summa = 6 Fälle.

Zur III. Gruppe: 18 Fälle.

a) Links: Breisky (54), Busch-Weyland (63/399), mein Fall I, Gruber (163), Gautier (145) Obs. 77, Hertz (180) Fall I,

III, VI, VII, VIII, SCHWALBE No. 4 (347), SCHWALBE (346), SCHRÖTER (345, WEYLAND (400), WILDE (403), Summa = 16 Fälle.

b) Rechts: HERTZ (180) Fall V, VROLIK (390), Summa = 2 Fälle.

Tabelle:

Ort und Art des Defektes	links	rechts	Summa
I. Kleiner Defekt hinten und seitlich, Gegend des For. Bochdaleki	16	4	20
II. Größerer Defekt hinten und seitlich, restierende Sichel oder Halbmond vorn	27	6	33
III. Großer Defekt hinten und seitlich, restierende vordere Sichel oder Halbmond, Lumbalteil defekt	16	2	18
Summa	59	12	71

Folgerungen.

In einem beträchtlichen Teile unserer Fälle sehen wir den Defekt im Zwerchfellmuskel beschränkt auf eine Stelle hinten seitlich neben der Wirbelsäule. Es ist dies ein nach mancher Hinsicht interessanter Ort. Ueber seine Beziehung zur ausgebildeten Muskulatur des Zwerchfelles äußert sich BOCHDALEK, welchem sie auch ihren Namen „BOCHDALEKsche Stelle“ verdankt, folgendermaßen (40, p. 91): „Diese Lücke, welche ich die hintere Zwerchfelllücke nennen will, befindet sich zwischen dem äußeren oder dritten Schenkel des Lendenteiles des Zwerchfelles, der letzten fleischigen Zacke seines Rippenteiles und der letzten falschen Rippe. Sie hat meist die Gestalt eines Dreieckes. In seltenen Fällen ist diese Lücke so bedeutend, daß die letzten Fleischzacken des Rippenteiles des Zwerchfelles von der 10. Rippe entspringen, und somit die 12. Rippe mit Ausnahme der die Lücke verschließenden sehnigten Membran . . . mit dem Zwerchfelle in keinem Zusammenhange steht.“ Fig. 92 verweist dann BOCHDALEK auf das Vorkommen dieser Stelle bei anderen Säugetieren.

Und gerade die vergleichende Anatomie zeigt, daß hier Rippen- und Lendenteil der Diaphragmahälften voneinander geschieden sind, eine Tatsache, die auch mir vor einigen Jahren aufgefallen und eingehend auf p. 236/237 gelegentlich der Zweiteilung jeder Hälfte des M. diaphragmaticus benutzt wurde. Weitere Belege gibt uns die so wie so vergleichend-anatomisch arbeitende Veterinärliteratur besonders beim Pferde.

Martin (496), p. 382: „An der letzten Rippe fehlt häufig das Muskelfleisch ganz, so daß Bauchfell und Brustfell unmittelbar aneinander stoßen.“ Nach Ellenberger und Baumm (445, p. 63) stoßen Lendenteil und Brustteil nicht aneinander, sondern das Speculum Hemontii inseriert direkt an der 18. Rippe, dies bei einem Phrenicus, der C_4—C_6 (445) oder C_5—C_7 (446) entstammt. Außerdem liegt diese Stelle derart, daß dorthin die letzten Ausläufer des sich verteilenden Phrenicus sowohl vom Costal- als auch vom Lumbalteil her hinreichen. Das Variieren in der Ausdehnung des Musc. diaphragmaticus zu dieser Stelle weist also zusammen mit der Innervation darauf hin, daß hier der jüngste Teil resp. die Schlußstelle des Zwerchfelles beiderseits zu suchen ist.

Und gerade hier setzen die kleineren Defekte ein! In dem nächst höheren Stadium wurden immer weitere Ursprungsstellen des Zwerchfellmuskels an der seitlichen Brustwand nach vorn zu miteinbezogen; die Seitenpfeiler des Lumbalteiles kommen ebenfalls nicht zur Ausbildung und in den stärksten Graden befindet sich nur in der Sagittallinie des Körpers ein vom Sternum zur Wirbelsäule durchlaufender Rest der sonst defekten Muskulatur. Schließlich führt die Reduktion auf ein ventrales mittleres Stück zurück.

Dieses Fortschreiten des Defektes geht also zugleich analog der in der intramuskulären Nervenverteilung gekennzeichneten Ausbildung des ganzen Zwerchfelles von statten; der ältere ventrale Abschnitt bleibt am längsten erhalten. Indem ich die Abbildungen Bischoffs, Bochdaleks und die meiner Fälle mit den typischen Beschreibungen kombinierte, versuchte ich das Fortschreiten des Defektes in schematischen Figuren zu veranschaulichen. Die Stufenfolge dieser Figuren deckt sich also im Prinzip einerseits mit der Nervenverteilung, andererseits aber mit dem zunehmenden Grade der in den kasuistischen Mitteilungen niedergelegten Befunde von Zwerchfellsdefekten. Fig. 13a—e beziehen sich auf das ausgebildete, herausgeschnittene und dann flach ausgebreitete Zwerchfell. Bei Fig. 13a ist der Lendenteil intakt, es fehlen die Muskelursprungsstellen der linken Zwerchfellshälfte von den letzten Rippen (Typus von Gruppe I). In Fig 13b (Uebergangstypus von Gruppe I zu II) noch mehr aber in Fig. 13c (Typus von Gruppe II) kann man von vorderer Sichel reden. In Fig. 13d ist das schon in Fig. 13c verschmälerte Centrum tendineum verschwunden, an der Sagittallinie befindet sich ein durchlaufender Muskelzug (Typus von Gruppe III), und endlich besteht nur noch der Sterno-kostalteil ventral in einem Reste am Sternum. Dies

umfaßt die extremsten Typen von Gruppe III (Fälle vielleicht wie Dreifus, Fehleisen, Polaillon unter den ungenau beschriebenen).

Die in Fig. 13e resp. d wiedergegebene Reduktion wird, soweit beschrieben, nur von einem Fall Schwalbes (346) übertroffen, indem daselbst nicht nur die Reduktion auf die ältesten Abschnitte statthat, sondern sogar noch Muskulatur auf dem

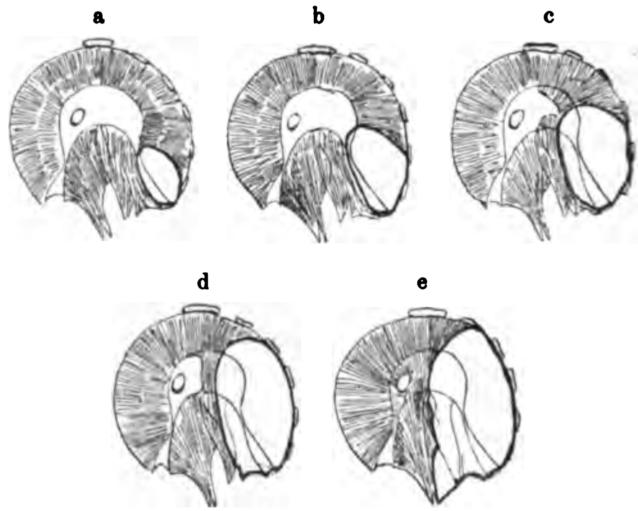


Fig. 13. Schematische Darstellung der Entwickelung des kongenitalen Zwerchfellmuskeldefektes. Vom geringsten zum stärksten Grade hin zunehmend. Darstellung des Defektes am Zwerchfelle selbst.

Wanderungswege des Zwerchfelles liegen geblieben ist. Der Text daselbst (346, p. 138) lautet: „Auf der vorderen Fläche des Pericards nun findet sich eine deutliche, wohl abzupräparierende Membran aufgelagert. Diese erstreckt sich auch noch auf den häutigen Sack, in welchem die Thymus liegt. Die Membran ist vorwiegend bindegewebig, doch lassen sich, zumal im unteren Teile auf dem Pericard aufs deutlichste Muskelzüge unterscheiden, die sich kontinuierlich von dem Zwerchfell auf die Membran fortsetzen. Kranialwärts werden diese Muskelzüge schwächer, sind jedoch auch noch in dem der Thymus aufgelagerten Teil der Membran nachweisbar. Die Innervation geht auch hier, wie mir seiner Zeit Herr Professor Schwalbe mitteilte, vom zugehörigen Phrenicus links aus.

Mir selbst ist noch der Vergleich mit dem unterbliebenen Descensus testiculorum, als auch auf wandernde Organe bezogen, besonders einleuchtend. Diese Anomalie findet sich zugleich mit Zwerchfellsdefekt verbunden in den Fällen von Bohn und Feiler, meinen Fällen I, IV und V, Houelet und Schröter.

Die im Vorstehenden systematisch vorgenommene Sichtung dürfte schon allein genügen, die Frage über die Entstehung der Zwerchfellsmuskulatur in ein helleres Licht zu rücken und die in meiner früheren Arbeit gezogenen Schlüsse zu bestätigen und zu erweitern. In ähnlichem Sinne äußern sich auch SCHWALBE und PATERSON, die in der Erkenntnis unserer Frage wohl am weitesten fortgeschritten sind.

So zieht SCHWALBE aus seinem interessanten ersten Fall gleich die naheliegenden Schlüsse (346), indem er den Befund direkt auf die Entwickelungsweise bezieht und eine Verhinderung sowohl des Herabsteigens aus der Halsregion, als auch der Ausbildung an Ort und Stelle annimmt.

PATERSON (298), mit dessen Schlüssen sich die meinigen innig berühren, war schon sehr weit in der Erkenntnis der Diaphragmafrage, diese im ganzen genommen, vorgedrungen. Nicht nur (p. 1209), daß er die Vergleichsmöglichkeit zwischen dem Mammaliazwerchfell und den ebenso benannten Bildungen bei den Vögeln ausschließt, sondern es ist auch ihm schon die genetische Beziehung zur Infrahyoidealmuskulatur einleuchtend gewesen. Seine uns hier speziell interessierenden Anschauungen lauten: „The commonest form of congenital hernia will have its opening placed opposite the point, which is ordinarily the last to be closed, that is either in the centre of the muscle or near one of its posterior costal attachments." Während die mittlere Sterno-vertebralportion selten fehlt, entsteht durch Mangel einer der beiden Costalportionen gemeinhin der angeborene Zwerchfellsdefekt. In Ermangelung ausreichender entwickelungsgeschichtlicher Daten sind für ihn, worin ich ihm völlig zustimmen kann, die teratologischen Befunde von außerordentlicher Bedeutung und auch ich bin der Meinung, daß man jenen teratologischen Werdegang, wie ihn meine zusammengestellten 71 Fälle entrollen, und wie er in den schematischen Zeichnungen zum Ausdruck gebracht ist, im wesentlichen mit den Vorgängen der Phylogenie und, wie wir sehen werden, auch der Ontogenie identifizieren kann.

Daß jedoch die Ontogenie nicht so arm an Tatsachen in unserem Sinne ist, wie PATERSON seiner Zeit meinte, daß andererseits ihre „Negativität", wie ich selbst früher zu verstehen glaubte, mehr in den Schlußfolgerungen als den Befunden der betreffenden Untersucher ihren Grund hat, glaube ich im folgenden darlegen zu können.

Hierbei kann ich mich in erster Linie an die umfangreiche Arbeit USKOWS (379) halten, die zwar viele eingehende neue Untersuchungen und Tatsachen gebracht hat, gegen die ich schon

mangels direkt einschlägiger Untersuchung nichts einzuwenden habe. Allein in ihren Schlüssen, besonders aber auch der Art ihrer Schlußfolgerung hat sie die fernere Erkenntnis von der Entwickelung des Zwerchfellmuskels geradezu aufgehalten.

Die größten Bedenken müssen sich uns auftun, wenn wir mitansehen, in welchem Sinne die Zwerchfellshernien einem Gedankengang eingeordnet werden, der die Entstehung des Zwerchfellmuskels von der Dorsalwand des Körpers her annimmt. Um für entwickelungsgeschichtliche Studien am ausgebildeten Tiere (Mensch) Anhaltspunkte zu finden, ist es doch nur erlaubt, angeborene Defekte und Hemmungen heranzuziehen, wie es auch in vorliegender Arbeit geschah, in der nur Neugeborene oder wenige Tage alte Kinder zur Beweisführung verwendet wurden.

Was finden wir aber bei Uskow? Ihm dienen (p. 195, 196) statt dessen traumatische Hernien als Beweis für einen entwickelungsgeschichtlichen Vorgang [1]).

Die zitierte Arbeit von Dietz betrifft in beiden Fällen Erwachsene und bei diesen wieder Traumata [2]). Ein wirkliches Fehlen des Ventralteiles, ohne daß ein Trauma vorherging, oder überhaupt der Zwerchfellmuskulatur, scheint höchstens bei ausgedehnten Monstris, bei denen Gehirn, Rückenmark etc. defekt waren (Spessa, Vrolik, ein Tierfall von Gurlt, Taf. XI, Fig. 65, Taf. XII, Fig. 67 ff. und Text p. 23—25 mit fehlenden 5.—8. Halsnerven [beim Kalbe]) konstatiert zu sein. Die angeborenen Fälle weisen gerade ein umgekehrtes Verhalten auf, als es nach Uskow sein müßte. Ebenso belanglos ist auch die Erklärung der Diaphragmareste am Sternum, als nur durch Verschiebung infolge verstärkten Wachstums der Dorsalorgane des Körpers zu stande gekommen.

Immerhin zugegeben, daß Verschiebungen sowohl bei der ersten Anlage (dies scheint speziell für den Lumbalteil und dessen

1) p. 196: „Bei Defekten des Vorderteiles des Diaphragmas beim Erwachsenen ist das Pericard normal entwickelt, und es ist immer ein, wenn auch unbedeutendes, Stück des Diaphragmas an der Mittellinie des Sternums vorhanden."

2) Dietz (96, p. 6/7) Fall I, bei einem Turkoskorporal fehlte nach einem Bajonettstich fast die ganze linke Hälfte, hinten einige dünne Lappen vorhanden.

Fall VI, p. 12: 60 Jahre alter Gärtner (!) stirbt nach längerem Kranksein. Bruchpforte im linken Blatt des kleeblattartigen Centrum tendineum, p. 14 Aetiologie „Sturz vom Baum". Ich führe diese Eigenfälle Dietzs an, um zu zeigen, daß nicht „ausgewachsen" in dem Sinne, daß z. B. beim Neugeborenen die Hauptentwickelung abgeschlossen ist, sondern tatsächlich „erwachsen" gemeint ist.

Wanderung ventral-dorsal zu gelten) als auch bei der Entstehung des Defektes eine Rolle spielen. Die durch ihre Phrenici jederseits gekennzeichnete Diaphragmamuskulatur ist doch — die Lokalisation allgemein gefaßt — stets an der inneren Ventralwand des Körpers beiderseits von der Mittellinie zu finden [1]). Gerade hierfür sprächen auch die von Uskow herangezogenen Faberschen (118) Fälle von Defekt des Pericards, bei denen der N. phrenicus an der Vorderwand der Brusthöhle liegt (32, p. 181): „Dabei verläuft (bei völligem Defekt) der linke N. phrenicus ganz oberflächlich, beinahe unmittelbar unter dem Brustbein, der rechte mehr in der Tiefe." Bei No. 4 läuft der Nerv etwa in der Mitte der Vorderfläche des Herzens herab. Wie wollte denn schließlich Uskow den Schwalbeschen Fall deuten? Und endlich fällt auch noch die Gesamtheit meiner Mitteilungen ins Gewicht. Wenden wir uns nun nach diesem längeren Exkurse zu den ontogenetischen Beobachtungen. Es kommen hier außer den grundlegenden Arbeiten von His (186), den soeben schon berichteten Uskowschen Untersuchungen mit einem Referate Waldeyers (392) hierüber noch Arbeiten von Brachet (52), Cadiat (66), Hochstetter, Ravn und neuerdings besonders die mit vorzüglichen Abbildungen versehene von Mall (253) in Frage. Ich möchte jedoch nur einige wichtige Punkte herausgreifen, da sonst der Umfang meiner Arbeit über Gebühr steigen würde und bei der scharfbegrenzten Fragestellung wenige Antworten genügen. Ueber eines herrscht wohl ziemlich Einigkeit, daß nämlich das Hissche Septum transversum (cloison mésodermique [Cadiat]), Mesocardium laterale [Kölliker]) die Unterlage gibt für das erste Auftreten des Zwerchfellmuskels. Die Definition von His lautet (186, p. 304): „Soweit die Parietalhöhle nicht in die Brustfortsätze der Rumpfhöhle ausläuft, wird ihr Boden von einer Substanzplatte gebildet, welche die beiden Seitenhälften der Rumpfwand untereinander sowie mit dem Herzvorhof und der Vorderdarmwand verbindet, dieses hatte ich als Septum transversum oder als primäres Zwerchfell bezeichnet." Fig. 4 und 5 meines Schemas entsprechen geradezu dem Hisschen Septum transversum. Es ist hiermit nicht nur der

1) Dabei sagt Uskow selbst im wesentlichen zutreffend, p. 96: „Der höchste Grad des Defektes wird dann beobachtet, wenn die Hemmung in dem einem Kaninchen von 9 mm Länge entsprechenden Stadium eintrat; wir haben dann nur den dorsalen Pfeiler, der ventrale kommt gar nicht zur Entwickelung. Die am Sternum vorfindlichen Rudimente sind als Rest des Ventralteiles des Diaphragmas aus dieser frühen Periode zu deuten."

Ventralteil des Zwerchfelles in seiner bindegewebigen Grundlage gegeben, sondern, da sich das Septum bis zum Vorderdarm hinzieht, auch die Beziehung und erste Sonderungsstätte für den Lumbalteil. Zweitens ist die innige Beziehung des Pericards zur Zwerchfellmuskelanlage allgemein anerkannt.

Ferner aber — dies gehört noch in den Bereich meiner ersten Arbeit — zeigt uns die Ontogenie und hierzu liefert besonders Mall sehr instruktive Figuren (253, Fig. 10, 22 ff., 30), daß das Herz anfänglich so weit der Kopf- und oberen Halsregion zugehört, daß das sich kaudalwärts anschließende Septum transversum bei einem 9-tägigen Kaninchenembryo (Uskow, p. 187) noch in der Höhe des 1. Halswirbels liegt, während es sich beim 10-tägigen schon dem 3. und 4. Halswirbel gegenüberstellt und damit mit der Bildungsregion des Diaphragmamuskels in Beziehung tritt. Bei dem ersten Auftreten der Muskulatur in den Muskelplatten und der Ausbildung des Nerven (beim 11 mm langen Embryo ist der Nerv zum ersten Male unterscheidbar) verläuft auch der N. phrenicus direkt neben der Sagittallinie zum Herzen. Daß Nerv und Muskel vom Dorsum her zum Herzen tritt, ist selbstredend so zu verstehen, daß bei der ersten Ausbildung der Muskulatur, infolge der dorsalen Lage der Myotome auch die genannte ventrale Muskulatur „von hinten her" gebildet wird, daher auch Uskows Beschreibung p. 190: „Was den Musculus diaphragmaticus betrifft, so können wir so viel mit Bestimmtheit sagen, daß derselbe von der Dorsalwand des Embryo her in die bindegewebige Dorsalanlage des Zwerchfelles hineinwächst." Aber auch an weiteren Figuren Malls sieht man das in der vergleichenden Anatomie erschlossene Hinabsteigen des Zwerchfelles sich vollziehen. Indem das Herz bei der zunehmenden embryonalen Rumpfbeugung kaudalwärts gedrückt wird (His), stellt sich auch der N. phrenicus zu dem zu gleicher Zeit mit abwärts gedrängten Septum transversum immer schräger ein (Fig. 35, 38, stärker in Fig. 42). Und endlich deuten weitere Figuren (44, 45) das Zuwachsen der hinten noch freien Kommunikation der Pleura- und Peritonealhöhle an. Daß der N. phrenicus hierbei seinen Umweg über den Ventralteil nimmt, um zum Dorsalteil des Muskels zu gelangen (Fig. 44), ist auch auf dessen Zugehörigkeit zur vorderen Längsmuskulatur zu beziehen, da in diesem Umwege eine ursprünglichere Lagerungsstätte bekundet ist.

Nach dem Gesagten ist so viel gewiß, daß auch die erste Anlage in der Ontogenese ventral jederseits von der Mittellinie liegt und alle weitere Bildung hier-

von ihren Ausgang nimmt, daß der letzte Abschluß jedoch lateral und hinten statthat. Dies stimmt durchaus mit unseren Resultaten, welche wir an kongenitalen Zwerchfellmuskeldefekten gewannen, überein. Dies schließt jedoch nicht aus, daß genaue, auf die Zwerchfellmuskulatur bezügliche, unbefangene ontogenetische Untersuchungen erwünscht bleiben, die am ehesten volle und spezielle Klarheit in die Fragen eines Septum transversum und einschlägigen Gebiete bringen können.

Nachtrag.

Die 8 kongenitale Fälle einbegreifende HERTZsche Arbeit, welche in Deutschland schwer zu beschaffen ist, wurde mir nur durch die große Zuvorkommenheit des Herrn Professor FIBIGER, Direktors des pathologisch-anatomischen Institutes zu Kopenhagen zugänglich, welcher mir noch dazu für die wichtigsten Abschnitte deutsche Uebersetzungen zur Verfügung stellte. Ich möchte daher nicht verfehlen, ihm an dieser Stelle meinen besonderen Dank auszusprechen.

Unter Benutzung der Mitteilungen des Herrn Prof. FIBIGER fasse ich hier die wichtigsten Punkte dieser Arbeit übersichtlich zusammen.

Fall	Sitz und Art des Defektes	Vorgefallene Organe	Besonderheiten
I. Fast ausgetragener Knabe	Von der linken Hälfte des Diaphragma finden sich nur die am meisten medial liegenden Striche des Vertebralteiles, welcher noch das Foramen oesophageum und die Incisura aortica einschließt. Hernia spuria links	Magen, Teil des Colon, Coecum, Ileum und des Omentum	—
II. Ausgetragenes Mädchen	5-markstückgroßer Defekt hinten links mit glatten scharfen Rändern, das For. oesophag. und die Inc. aortica mit einbegreifend. Hernia spuria links	Magen, Teil der Milz und des Colon transversum	—
III. Fast ausgetragener Knabe	Mit Ausnahme eines schmalen Gürtels vorn und einiger ganz dünner Fasern, welche noch die Foramina des Vertebralteiles mitbilden helfen, fehlt die linke Hälfte. Hernia spuria links	fast dieselben Viscera wie bei Fall I	—

Fall	Sitz und Art des Defektes	Vorgefallene Organe	Besonderheiten
IV. Fast ausgetrag. Mädchen	Nach vorn restiert eine 2 cm breite muskulöse Brücke. Die linke Hälfte fehlt sonst bis auf den noch erhaltenen Vertebralteil. Hernia spuria links	Magen, Teil des Colon, Coecum, Ileum, Omentum, kranialer Teil der Milz. Großer Teil des l. Leberläppch.	großer linker Leberlappen
V. Fast ausgetragenes Mädchen	Mit Ausnahme einer $1^1/_2$ cm breiten muskulösen Brücke nach vorn fehlt die rechte Seite des Diaphragma. Hernia spuria rechts	hühnereigroßer Teil des recht. Leberlappens, Vesica fellea, einige Dünndarmschlingen	großer link. Leberlapp., links fehlt ein Finger, Syndaktylie zweier anderen
VI. Nicht ausgetrag. Mädchen	Von der linken Hälfte des Diaphragma findet sich nach vorn nur eine schmale Brücke und einige feine Muskelstriche zur Abschließung der Foramina des Vertebralteiles. Hernia spuria links	wie bei I u. II	Monstrum
VII. Ohne Angabe des Geschlechts	Links eine Oeffnung, durch welche auch die Aorta durchtritt, rechts eine zweite neben der Vena cava. Hernia spuria rechts und links	Teile der Leber	Spina bifida, Dicephalus
VIII. Genau beschriebener Fall von HERTZ. Neugebor. Knabe, 10 Minut. alt	Die Oeffnung nimmt fast die ganze linke Hälfte des Diaphragma ein, nur nach vorn verläuft eine 2 cm breite muskulöse Sichel zur linken Innenfläche der Brustwand, welche die seitliche und hintere Begrenzung der Oeffnung bildet. Hernia spuria links	Magen, kleiner Teil des Colon, größter Teil des link. Leberlappens, der kraniale Abschnitt der Milz, einige Dünndarmschlingen	bohnengroße Lunge, etwas vergrößerte Leber, Dextrokardie

---

Zum Schluß meiner Arbeit erlaube ich mir, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Prof. Dr. W. MÜLLER, für die Ueberlassung des Materials, sowie die bei der Anordnung meiner Arbeit zu teil gewordene Unterstützung meinen besten Dank auszusprechen.

(Aus dem anatomischen Institut der Universität Jena.)

Untersuchungen über die Morphologie des Neunaugeneies.

Von

Dr. **W. Lubosch,**

Privatdozenten und Assistenten am anatomischen Institut.

Hierzu Tafel XXIII und 4 Figuren im Text.

Einleitung.

Ueber die Fragen, die sich an den Bau des Neunaugeneies anschließen.

Es dürfte vielleicht zunächst befremden, eine so umfangreiche Untersuchung gerade dem Ei des Neunauges gewidmet zu sehen. Warum nicht dem irgend eines anderen Wirbeltieres, das noch nicht so häufig Gegenstand eingehender Untersuchungen geworden ist wie gerade das Petromyzontenei? — Wenngleich meine Darstellung der Morphologie dieses seltsamen Wirbeltiereies hinreichend die Berechtigung seiner Untersuchung dartun wird, so kann es doch nur förderlich sein, gleich hier einleitend die Fragen zu berühren, die sich gerade mit dem Ei von Petromyzon verbinden und deren Aufhellung mir bis zu einem gewissen Grade durch seine Untersuchung möglich erschien.

Bei Gelegenheit meiner Untersuchungen des reifenden Tritoneneies zeigte mir ein zufällig angelegter Schnitt durch ein unreifes Neunaugenei, daß der Bau seines Keimbläschens nicht nur von dem sonst bei Wirbeltieren, sondern speziell von dem bei Amphibien bekannten völlig abwich. Die chromatische Substanz erschien hier bei oberflächlicher Betrachtung lediglich durch einen ungeheuren, seltsam geformten Kernkörper vertreten zu sein. Weitere Prüfung zeigte, daß hier kein Zufall, sondern Gesetzmäßigkeit vorlag.

Diese Verschiedenheit der Reifungsphänomene bei Eiern, die hinsichtlich ihres Dotterreichtums und ihrer Furchungsverhältnisse einander so nahe stehen wie Petromyzonten- und Amphibieneier, konnte wohl zum Ausgangspunkt für die Erforschung des Wesens jener Kernphänomene genommen werden. Denn worin konnten die Ursachen für solch eine Verschiedenheit liegen?

Unter der Voraussetzung, daß diese Phänomene der morphologische Ausdruck irgend welcher Beziehungen zwischen Eileib und Keimbläschen seien und daß diese Beziehungen beider Eiteile untereinander prinzipiell bei allen tierischen Eiern die gleichen seien, konnte man in erster Linie zu dem Schlusse geführt werden, daß jene Aehnlichkeit nur äußerlich bestehe, daß hingegen im feineren Bau des Petromyzonteneies, durch die Massenverteilung von Protoplasma und Deutoplasma, durch besondere Ernährungseinrichtungen oder ähnliches abweichende Verhältnisse gegeben seien, die möglicherweise von systematischem Interesse sein konnten.

So gewann in zweiter Linie dadurch die Frage nach der systematischen Stellung des Neunaugeneies Bedeutung und damit die der Neunaugen zu den Myxinoiden überhaupt.

Neuere Ansichten[1]) trennen zwar die Petromyzonten von den Myxinoiden durchaus und lassen sie lediglich durch Konvergenz einander ähnlich sein. Dieser Ansicht folgend, wäre es überflüssig zu fragen, in welchen Beziehungen das Ei von Myxine und das von Petromyzon steht. Ob beide Eier von einer Urform abstammen, ob das meroblastische vom holoblastischen oder das holoblastische vom meroblastischen? — Aber ich glaube, daß wir trotz alledem ein Recht zu dieser Frage haben; denn im Gegenteil: alle Instanzen zur Entscheidung einer Verwandtschaft müssen herangezogen werden, ehe wir sie aufgeben oder annehmen, und auch der Bau der Eier ist eine solche Instanz, die ja auch bei anderen Wirbeltieren, z. B. Sauropsiden und Säugetieren nicht vernachlässigt wird. Das Myxinoidenei hat nun jüngst durch einen trefflichen Kenner dieser Tiere eine Beschreibung erfahren und gerade auch mit Rücksicht hierauf schien mir die Untersuchung des Neunaugeneies nicht ohne Bedeutung zu sein.

Es gibt schließlich noch einen dritten Punkt, der auf den Bau des Eies und den Ablauf seiner Reifung möglicherweise nicht ohne Einfluß ist, nämlich die Lebensweise des Tieres selbst. Da-

1) Fürbringer, 00.

durch würden die Lebensvorgänge in der Eizelle in deutliche Beziehung zu großen, biologischen Momenten treten. Die Petromyzonten bieten in ihren Geschlechtsorganen ein Beispiel für eine außerordentlich verlangsamte Funktion der Geschlechtsorgane, gleichzeitig bei Mangel jeglicher Periodizität. Denn die Larve bringt im Verlauf von 3 Jahren Ovocyten und Spermatogonien hervor. Während der Metamorphose reifen die Eier, bilden den ersten Richtungskörper noch im Ovarium (HERFORT 93, 01) und werden vom Geschlechtstier abgelegt, worauf das Tier nach einmaliger Erfüllung seiner Bestimmung zu Grunde geht.

Die Neunaugen treten hierdurch in Gegensatz zu den übrigen Wirbeltieren, ganz besonders zu den Teleostiern.

Die erreichten Resultate dieser unter solchen Gesichtspunkten ausgeführten Untersuchung werden einiges Neue bieten und werden möglicherweise auch zur Aufhellung mehrerer in der Literatur enthaltener Streitfragen dienen können. Alle bisherigen Untersucher des Neunaugeneies sind nämlich lediglich auf eine Ergründung der Befruchtungserscheinungen ausgegangen, und haben mehrere Bildungen im fertigen Zustande vor sich gesehen, die erst durch ihre allmähliche Ausbildung verständlich werden. So wird z. B. eine Mikropyle von einigen Autoren beschrieben, von anderen geleugnet. Eine Mikropyle ist meiner Ansicht nach an sich eine äußerst gleichgiltige Bildung. Sie wird erst interessant, wenn wir etwa vermögen, solch ein „Zellorgan“ mit anderen Bildungen anderer tierischer Eier zu homologisieren. Ebenso verhält es sich mit dem „Polplasma“ des Neunaugeneies, das von BÖHM (87, 88), CALBERLA (77) und HERFORT (93, 01) beschrieben worden ist und dessen merkwürdige Aktion bei der Befruchtung KUPFFER (90) und HERFORT (01) beobachten konnten. Schließlich ist von großer Bedeutung der Bau des Follikelepithels. Denn wenn, wie ich (02b) dies an anderer Stelle aus der Literatur wahrscheinlich zu machen gesucht habe, das Epithel und nicht, wie BORN meinte, das Keimbläschen das für die Dotterbildung bedeutsame Organ ist, so muß indirekt natürlich der Bau des Keimbläschens auf irgend eine Weise mit der Einrichtung und der Funktion des Follikelepithels Hand in Hand gehen. Gerade über den Bau des Epithels bestehen nun sehr abweichende Angaben, die sich mir in lehrreicher Weise vereinbar gezeigt haben.

Diese Uebersicht wird nicht nur die Berechtigung, sondern auch die Wichtigkeit einer Untersuchung des Neunaugeneies dartun. Ich werde natürlich die Frage, von der ich ausging, ganz

ausführlich berücksichtigen und genau schildern, welche Veränderungen das Keimbläschen eines Ovocyten durchläuft.

Indes ist sie mir im Verlaufe meiner Arbeiten neben den anderen Fragen mehr in den Hintergrund getreten. So werde ich die Verhältnisse des Eileibes, schon aus theoretischen Gründen, zuerst beschreiben.

Eine kurze Mitteilung über mein Material und die Methoden seiner Behandlung sei vorausgeschickt.

Als Material lagen mir für die jüngsten Stadien die Keimdrüsen von Ammocoetes Planeri vor, für die Zeit kurz vor, während und nach der Metamorphose Ovarien von Petromyzon Planeri, für die Stadien bis zur Richtungskörperbildung Eier von Petromyzon fluviatilis vor. Diese Wahl zweier verschiedener Arten ist dadurch begründet, daß man die Larvenstadien des Flußneunauges kaum anders als durch künstliche Befruchtung gewinnt, daß es aber kaum zu hoffen ist, solche Zucht bis zur Metamorphose zu bringen. Die aus einer künstlichen Befruchtung im Jahre 1901 von mir gezogenen Larven wurden nicht älter als 12 Tage, zu einem neuen Versuch fehlte das Material, und Stellen, wo freilebende Ammocoetes fluviatilis zu fangen sind, sind mir nicht bekannt geworden. Außerdem sind die Stadien der Metamorphose des Flußneunauges überhaupt kaum zu erhalten, da die Umwandlung im Meere erfolgt[1]). Aus diesem Grunde habe ich mich an das bequeme Material der Bachneunaugen gehalten. Gerade dies Material ist aber ungenügend für die Reifungsstadien, denn ich bin bei dem Fang der in den Schlamm vergrabenen Tiere stets an äußere Umstände gebunden gewesen. Vom Oktober bis Mai regelmäßig alle 4—5 Wochen wird nirgends ein Mühlgraben abgelassen. Hingegen liefern die Küstenstädte sehr bequem Flußneunaugen im Winter, der Hauptfangzeit.

Ich bin mehreren Herren zu Dank verpflichtet, die mich bei dem Fang des Materiales unterstützt haben. In erster Linie meinem verehrten Berater, Herrn F. Schikora, dem fischereikundigen Lehrer in Haynau (bei Liegnitz in Schlesien), der mich in einem von der Deichsa abgezweigten Mühlgraben einen trefflichen Fangplatz kennen lehrte. Sodann dem verstorbenen Professor Dr. Nitzsche, Lehrer an der Forstakademie Tharandt, der mir im August des Jahres 1901 eine reiche Ausbeute von Ammocöten aus dem Tharandter Teiche zuwandte. In den Besitz von Flußneunaugen bin ich im Winter und Frühjahr 1900/01 durch die liebenswürdige Hilfe des Herrn Huhndorf in Breslau, sowie vor allem des Fischereiaufsichtsbeamten Herrn Hohnholz in Rathenow gelangt. All diesen Herren sage ich meinen besten Dank.

---

1) Lubosch, 01.

Ueber die Fixierung der Objekte will ich hier nicht weiter mich verbreiten. Man findet sie bei jeder abgebildeten Figur in der dazugehörigen Erklärung vermerkt. Meine Erfahrungen sind die gleichen gewesen, die ich vor einiger Zeit beim Tritonenei (02a) gemacht habe. Die gesamte Form der Eier wird durch nichts so vollendet schön erhalten, wie durch heiße Chromsäure in Konzentration von $^1/_8$—$^1/_2$ Proz. (nach BORN). Indes ist die Färbfähigkeit dieser Objekte sehr herabgesetzt. ZENKERsche Flüssigkeit ist für dotterlose Eier das Ideal eines Fixierungsmittels. Bei dotterreichen Eiern dringen Sublimatgemische schlecht ein, weil hier die Eihüllen schon sehr stark sind, doch liefern sie für das Follikelepithel und die Eihüllen und peripherischen Dottermassen gute Bilder.

Bei der Einbettung habe ich ein wenig zu verweilen, weil ich den außerordentlichen Wert der von CARNOY und LEBRUN angegebenen schnellen Einbettung hervorheben möchte. Nach der Vorschrift dieser Forscher kommen die im 90-proz. Alkohol aufbewahrten Eier auf 15' in 96 Proz. Alkohol, dann auf 5' in Alk. abs., dann in ein Gemisch von Alk. abs. + Chloroform $\overline{aa}$. Hier sinken die Eier zu Boden. $^1/_2$ Minute, nachdem sie zu Boden gesunken sind, kommen sie in reines Chloroform, dem man nach einigen Minuten das gleiche Volumen Paraffin zusetzt. In 3 Stunden löst sich das allmählich auf und es kommen nun die Eier auf 2—5 Minuten in Paraffin, in dem sie sofort eingeschmolzen werden. Diese Einbettung ermöglicht die Herstellung außerordentlich feiner Serien. Die meisten meiner Abbildungen entstammen Serien von 3, 5, 6, 8 μ Dicke und zwar schneiden sich selbst dotterreiche Eier ohne die geringsten Splitterungen. Die Schnitte wurden auf einem mit Eiweißglycerin fein überzogenen und dann leicht erwärmten Objektträger mit Wasser aufgelegt, sodann bei etwa 30° getrocknet, wobei sie sich ohne Falten glatt ausbreiteten.

Die Färbung ist bei jedem Präparat in der Figur angegeben. Nach vielen Versuchen habe ich schließlich fast nur noch mit Hämalaun und Eisenoxydammonium-Hämatoxylin nach HEIDENHAIN gefärbt, beides mit Nachfärbung durch Pikrofuchsin nach KULTSCHITZKY; um eine differente Färbung der Dotterelemente, der roten Blutkörperchen oder gewisser Einschlüsse in dem Nucleolus zu gewinnen, habe ich nach der Färbung in Pikrofuchsin (einige Tropfen der Lösung in 94 Proz. Alkohol) in 94 Proz. Alkohol differenziert, dem ich bis zur kräftigen Gelbfärbung Pikrinsäure zugesetzt hatte. Es resultieren so auf einfachste Weise sehr instruktive Bilder.

Literatur.

Ich will nachstehend nicht ausführlich wiedergeben, was sich über die Beschaffenheit des Neunaugeneies in der bisherigen Literatur findet. Für manche Einzelheit soll dies im späteren Texte selbst geschehen. Hier liegt mir daran, die literarische Geschichte zweier Dinge darzustellen, auf die es für meine Untersuchungen

hauptsächlich ankommt, nämlich die des Keimbläschens und die der eigentümlichen Plasmaverhältnisse am animalen Pol des Eies. Diese letzteren seien zunächst berücksichtigt.

Daß der animale Pol des Petromyzonteneies bei der Befruchtung eine ganz besondere Rolle spielt, hatte Kupffer bei seinen Beobachtungen gesehen und sehr anschaulich beschrieben: Bei der Betrachtung des animalen Poles zur Zeit der ersten Furche „sah ich in der Polgegend hart nebeneinander 2 konische Kuppen sich erheben, die in ihren Spitzen je eine hyaline kuglige Masse enthielten. Nach einigen Minuten runden sich die Spitzen ab, die Kuppen senken sich und die hyaline Substanz taucht in das undurchsichtige hyaline Plasma ein". Die zwischen beiden Spitzen entstandene Furche schneidet dann durch, das Ei wird wieder kuglig „und nun erheben sich an derselben Stelle 4 konische Kuppen, eine jede mit hyaliner Substanz" u. s. w. (90, p. 472 und 473). Diese besondere Beweglichkeit des minimalen Poles liegt in einer schon August Müller bekannten Beschaffenheit des an dieser Stelle befindlichen Cytoplasmas.

August Müller (1869) hatte an Keimbläschen, die durch Zerzupfen aus dem Ei isoliert waren, eine Platte entdeckt, die wie ein Deckel dem Keimbläschen aufsaß und „nicht so leicht von ihm weicht". Von der Oberfläche her erscheine dieser Deckel als helleres Feld, dessen „Mitte sich als ein kreisrundes Fleckchen mehr oder minder markiere, was darauf hindeute, daß die Masse des Deckels hier andere Eigenschaften besitze". (Ich zitiere dies nach Böhm, p. 615/16, da mir die Originalarbeit hier nicht zugänglich war.)

In der Folge hat diese Bildung und ihre Deutung stets den ersten Platz bei allen Beschreibungen des Neunaugeneies eingenommen. Von Späteren nicht immer ganz gerecht beurteilt, hat dennoch Calberla (1878) bereits die Müllersche Entdeckung in gewissen Einzelheiten weiter aufgehellt. Zunächst hat er richtig angegeben, daß „der ganze Dotter im Ei, soweit er von den im Protoplasma suspendierten Dotterkörnchen undurchsichtig erscheint, von einer körnchenfreien Protoplasmaschicht umgeben" ist. (Er hebt diese Stelle durch gesperrten Druck hervor.) Sodann führt er den „Deckel" Müllers auf eine Besonderheit eben jener Protoplasmaschicht zurück. Sie ist am animalen Pol mächtiger, als sonst an der Peripherie. Von hier aus geht „ein Kanal gefüllt mit dotterkörnchenfreiem Protoplasma bis zum Kern" (p. 441). In einer

kugligen Anschwellung dieses Kanales liegt der Kern des Eies (CALBERLA hatte noch Keimbläschen und Eikern verwechselt, s. bei BÖHM). „Der Eikern ist mit einem Hofe körnchenfreien Plasmas“ umgeben (p. 441). CALBERLA bezeichnet die Oeffnung im dotterhaltigen Teil des Plasmas, von wo aus der Strang nach innen geht, als „innere Mikropyle“ (im Gegensatz zu einer ebenfalls von ihm beschriebenen Oeffnung der Eihäute an dieser Stelle, der äußeren Mikropyle) jenen Gang selbst als „Spermagang“. Seine spätere Darstellung der Befruchtungsphänomene knüpft an die Wichtigkeit dieses Ganges und der am Pol angehäuften Plasmamasse an.



Fig. 1.

Fig. 1. Spermagang nach CALBERLA.



Fig. 2.

Fig. 2. Ei von Ammocoetes nach CALBERLA.

Die Figuren CALBERLAS sind, wie aus meiner Wiedergabe hervorgeht, allerdings roh. Ebenso roh waren seine Methoden (10-stündiges Verweilen der Eier in 1-proz. [kalter] Chromsäure oder $^1/_4$—$^1/_2$—1 Minute Einlegen in $^1/_2$-proz. Osmiumsäure). Immerhin aber ist es wichtig, daß er den Strang vom Cytoplasma ableitet. Er hat weiterhin jüngere Larveneier untersucht und gefunden, daß auch hier schon das Keimbläschen mit der Peripherie des Eies durch einen kurzen Strang verbunden sei (cf. Textfig. 2). Er spricht demnach von einem „präformierten Gang von der Eioberfläche zum Eikern“.

Wir werden sehen, daß dieser Gang in der Tat präformiert ist, aber in ganz anderem Sinne, als CALBERLA es damals annahm. Denn er hegte die seltsame Vorstellung, daß das Keimbläschen bei den Larven allmählich aufsteige, am animalen Pol den 1. Rich-

tungskörper bilde, dann wieder in die Tiefe sinke und hierbei einen Strang des Polplasmas mit in die Tiefe nehme.

Während OWSJANNIKOW in seiner vorläufigen Mitteilung (1870) hierauf nicht eingeht, kommt SCOTT, der die Untersuchungen an CALBERLAS Material weitergeführt hatte, auf die Angaben seines Vorgängers zurück (1882). Trotzdem ist seine Figur vom animalen Pol (s. Textfig. 3) gegen die CALBERLAS in gewissem Sinne ein Rückschritt. Denn der Zusammenhang mit dem peripherischen Dotterstreifen, den CALBERLA hatte, fehlt in dieser schematischen und falschen [1]) Abbildung. Dennoch führt auch er die helle Zone auf Cytoplasma zurück. Er sagt, daß oberhalb des Keimbläschens helles Cytoplasma ich finde, welches isolierte Massen feiner Körnchen enthält. Den „Spermagang“ CALBERLAS vermochte er nicht aufzufinden.



Fig. 3. Animaler Pol nach SCOTT.

OWSJANNIKOW hat dann (1885) gelegentlich seiner Untersuchungen über die Eier der Teleostier auch die Eier der Petromyzonten untersucht, auch er im wesentlichen im Zustande der Reife und kurz vor der Befruchtung, doch nimmt er zum Ausgang Eier des Flußneunauges, die er im Januar, 5 Monate vor dem Laichen, konserviert hatte. Wie er die Bildung am animalen Pol gesehen hat, zeigt meine Textfig. 4. Er leitet sie demnach vom Keimbläschen ab, wie er es auch ausdrücklich in den Worten ausdrückt (p. 33) . . . es werden „aus dem Keimbläschen Fortsätze zur uhrglasförmigen Erhabenheit der Eihaut ausgesendet.



Fig. 4. Animaler Pol nach OWSJANNIKOW.

1) BÖHM (p. 621) sagt allerdings: „SCOTT beschreibt und bildet ganz richtig den Deckel von A. MÜLLER ab.“

Der Inhalt des Keimbläschens scheint sich durch dieselben nach außen zu entleeren".

Auch Böhm hat versucht, das Geheimnis des „Deckels" zu lösen. Ich kann aber nicht sagen, daß er hierin glücklich gewesen ist. Seine Abhandlung (1888) enthält zwar die Abbildung eines Eies aus der Zeit der Metamorphose, die von allen bisherigen die richtigste ist, indes behauptet Böhm nun, daß dieser Deckel keine bleibende Bildung sei (p. 625), sondern später verschwinde. Das von Kupffer und Benecke beschriebene hyaline Plasma am Pol ist seiner Ansicht nach so entstanden, daß das Keimbläschen immer mehr an den Pol rückt und hier allmählich seinen Inhalt kappenartig austreten läßt. Er sagt ausdrücklich, daß dieses „Polplasma" seiner Herkunft nach Karyoplasma sei (p. 626). Der neueste Untersucher Herfort (1901) geht auf diese unreifen Stadien nicht ausführlich ein. Er beschreibt nur das Polplasma, das Böhm als Karyoplasma gedeutet hatte, schließt sich aber in der Deutung an Calberla an, indem er Böhms Auffassung als irrig bezeichnet.

Diese Uebersicht lehrt, daß trotz der 4 Jahrzehnte, die seit der ersten Beschreibung verflossen sind, immer noch unbekannt ist, welche Bedeutung, ja sogar welche Form die einzelnen Teile am animalen Pol des Petromyzonteneies besitzen. Daß diese Bedeutung sehr groß sein muß, geht ja aus den Befruchtungsphänomenen hervor, die nach aller Beschreibung gleichmäßig sich durch eine große, aktive Beteiligung dieses Polplasmas auszeichnen. Lediglich eine lückenlose Reihe von Eireifungsstadien gibt uns hier Aufschluß. Denn erstlich ist das, was Calberla bei Larveneiern gesehen hat, lange nicht die erste Andeutung des „Spermaganges". Sodann fehlen allen Autoren Stadien kurz vor dem Laichen des Tieres — ganz abgesehen davon, daß nur eine ganz spezielle Technik und eine exakte Schnittrichtung diese feinen Strukturen deutlich machen kann.

Wesentlich kürzer kann ich mich mit der Geschichte des Keimbläschens fassen. Jüngere Entwickelungsstadien finden sich nur bei Calberla und Böhm beschrieben. Es war ihnen bekannt, daß in Larveneiern das Keimbläschen noch mehr in der Mitte des Eies liegt, und daß schon früh ein großer Nucleolus sichtbar ist. Böhm hat die genauesten Angaben und zugleich das jüngste Stadium (Ammocoetes von 5 cm Länge), bei dem er eine Kernmembran, ein chromatisches Fadenwerk und einen Nucleolus mit einer Va-

kuole beschreibt (l. c., p. 623, sowie 1887, p. 56), bei fortschreitender Reife steigt das Keimbläschen zum animalen Pol. Uebereinstimmend wird bei den Keimbläschen älterer Eier lediglich ein Nucleolus im sonst klaren Karyoplasma beschrieben (Owsjannikow, p. 34, Calberla, p. 441). Scott (p. 108) läßt das Kernkörperchen von einer Art chromatischem Netzwerk erfüllt sein. Nur Böhm (p. 624 u. 56) betont ausdrücklich, daß die Kernfäden nicht mehr nachweisbar seien.

Ueber die definitiven Schicksale des Keimbläschens ist trotz aller Bemühungen eigentlich wenig bekannt geworden. Ich selbst habe hier Lücken lassen müssen, da die Zwischenstadien wohl nur durch Zufall bei geeigneten Eiern gefunden werden können und sich überdies die entscheidenden Vorgänge nach der ungeheuer langen Vorbereitungszeit schließlich wohl sehr rasch ablaufen, ähnlich wie ein Regentropfen an einer trockenen Glasscheibe hängend wohl immer mehr und mehr anschwillt und plötzlich herabfällt

Am nächsten scheint mir Owsjannikow den Tatsachen gekommen zu sein. Er beschreibt, daß die Kernmembran oft Inhalt austreten lasse, daß man oft noch Stücke der Kernmembran in der Tiefe des Eies finde und daß der Inhalt des Keimbläschens, je mehr es sich dem Pol nähere, um so platter werde, um schließlich die Form eines Stabes anzunehmen, der mit seiner Längsachse senkrecht zur Längsachse des Eies stehe (p. 34). Calberla und Scott erwähnen nichts über diese Endstadien der Reifung.

Nach Böhm (l. c., p. 56 u. 625/626) wird das Keimbläschen kleiner, verliert seine Membran und breitet sich allmählich kappenförmig über den animalen Pol aus. Der Keimfleck wird dabei chromatinarm und färbt sich schließlich gar nicht mehr mit Chromatinfarben.

Nun ist aber mit diesen Stadien das Schicksal des Keimbläschens nicht abgeschlossen. Denn es fragt sich: Wenn die anfänglich im jungen Ei vorhandenen Chromatinfäden verschwunden sind — wie gehen die Chromosomen der Spindel aus dem nun einzig vorhandenen Nucleolus hervor? Dieser nach der ganzen Sachlage zu postulierende Vorgang ist bisher nie beobachtet worden. Böhms Beschreibung eines kernartigen Gebildes im Protoplasma gerade zur Zeit nach der Besamung könnte auf eine Karyomeritenbildung als Vorläufer des 1. Richtungskörpers angesehen werden. Böhm selbst hält es indes gerade bereits für den nach der Bildung der 1. Polzelle

zurückgebliebenen provisorischen Eikern. HERFORT ist der Einzige, der einen Richtungskörper gesehen und abgebildet hat; er verlegt indessen seine Entstehung bereits in die Zeit, wo die Ovarialeier zu Bauchhöhleneiern werden. Danach wäre BÖHMS Körperchen bereits der definitive Eikern.

Ich wende mich nach dieser orientierenden Uebersicht nunmehr der Darstellung meiner eigenen Beobachtungen zu, und zwar werde ich in 3 Kapiteln die Dotterbildung, die Eihüllen und das Keimbläschen schildern. In einem 4. Kapitel werde ich die systematische Stellung des Neunaugeneies behandeln.

Kapitel I.

Dotterbildung.

1. Dotterkern, vorbereitendes Stadium der Dotterbildung — Auftreten der grob- und feinkörnigen Dottersubstanz. 2. Weitere Differenzierung des feinen Dotters.

Die Bildung des Dotters beginnt nicht sofort mit Ablagerung von Dotterkörnern. Dem Auftreten sichtbarer Dotterelemente geht ein Stadium der Vorbereitung voraus, das sich durch einen Wechsel in der Färbbarkeit des Cytoplasmas bemerkbar macht.

Wenn sich anfänglich der Eileib mit Kernfarbstoffen nur zart färbte, nimmt er sie jetzt intensiv an. Es zeigt sich dies namentlich bei Hämatoxylin und sehr auffällig bei Anwendung von Thionin. Es leuchten auf einem mit Thionin gefärbten Querschnitt durch den Rumpf einer Larve die Eileiber stark aus dem Bilde hervor. In diesem Verhalten spricht sich ein deutlicher Wechsel in der chemischen Zusammensetzung des Cytoplasmas aus, und daß diese Veränderung mit der Dotterbildung in Zusammenhang steht, scheint durch das Auftreten eines Dotterkernes bewiesen. Diesen bekanntermaßen bei vielen Eiern von Wirbellosen und Wirbeltieren beobachteten Körper ist es mir auch beim Neunaugenei nachzuweisen möglich gewesen. Er tritt bereits sehr früh auf, noch vor jener oben erwähnten Veränderung des Plasmas, erscheint also als erstes Symptom der beginnenden Dotterbildung. Bei Eiern von 50—60 μ Größe (junge Eier eines 4 cm langen Ammocoetes, Fig. 22) liegt an derjenigen Seite des Keimbläschens, die dem Zentrum des Eies näher liegt, ein ovales, scharf begrenztes Kör-

perchen. Es erscheint von gleichem Gefüge wie das umgebende Plasma, hebt sich aber durch seine lichtere Färbung von ihm ab. Ich fand es bei fast allen Eiern im Zusammenhang mit stark färbbaren Körnchen, die indes nicht in seinem Inneren lagen, sondern seine Peripherie schalenartig umgaben, so daß man durch ihre Anordnung tangentiale und quere Schnitte des Körperchens gut auseinanderhalten konnte. Auch noch auf einem späteren Stadium konnte ich den Dotterkern beobachten (Fig. 23, cf. Figurenerklärung). Hier war bereits der Färbungswechsel im Cytoplasma eingetreten und es fiel der Dotterkern als eine hellere, ovale Stelle darin auf. Seine Lage war im wesentlichen dieselbe wie früher, doch hatte er sich ein wenig vom Keimbläschen weg auf den vegetativen Pol hin entfernt. Auch hier konnten in ihm dunklere Körnchen beobachtet werden. — Es ist immerhin der Bemerkung wert, daß durch die Lage des Dotterkernes sich zuerst Unterschiede in der spezifischen Schwere der Eisubstanzen offenbaren und daß die Richtung des späteren vegetativen Poles dadurch bereits markiert wird. Auf späteren Stadien war es mir nicht mehr möglich, Spuren des Dotterkernes mit Sicherheit nachzuweisen. Vielleicht ist eine, noch bei ganz reifen Eiern dotterfreie Stelle, der von Böhm beschriebene „Dotterherd“ als Rest dieser Bildung aufzufassen. Vgl. Kap. III.

Die Erforschung der feineren Details des Dotterkernes habe ich nicht als zu meiner Aufgabe gehörig betrachtet. Bei Zerlegung von Eiern junger Ammocoeten und Färbung mit Eisenoxydammonium-Hämatoxylin nach Heidenhain würde es wohl leicht sein, die weiteren hierher gehörigen Fragen zu entscheiden.

Der Dotterkern leitet, wie gesagt, die vorbereitende Phase der Dotterbildung ein. Diese Zeit der Vorbereitung dauert ziemlich lange. Erst bei einem Tier kurz vor der Metamorphose beginnt der eigentliche Prozeß der Bildung von Dotterelementen (Fig. 6). Das Erste, was man hierbei sieht, ist eine sehr zierliche Auflockerung der Oberfläche des Eies, dicht unter den Eihüllen. Hier treten äußerst regelmäßig gestaltete Vakuolen auf. Ihre allererste Entstehung zu beobachten, dürfte Sache des Zufalls bei geeignet jungen Eiern sein. Auf dem Stadium, von dem ich berichte, fanden sie sich bereits an der gesamten Peripherie des vegetativen Poles und von da an eine Strecke weit aufwärts an den Seitenflächen. Es zeigte sich dabei, daß die Vakuolen am vegetativen Pol am größten waren, an den Seitenflächen hin-

gegen, je näher dem animalen Pol, um so kleiner wurden. Die Vakuolen sind, je größer, um so ovaler, und richten dann ihre lange Achse gegen den Mittelpunkt des Eies. Von dieser oberflächlichen Vakuolenschicht erstreckt sich eine schaumige Auflockerung des Cytoplasmas weiter ins Innere des Eies, wobei die Vakuolen immer kleiner werden und sich endlich ganz verlieren. Im Inneren behält vorerst das Cytoplasma sein festeres Gefüge.

Gleichzeitig sind auch die ersten Dotterkörnchen aufgetreten. Und zwar liegen sie vorzugsweise um die erwähnten Vakuolen herum, sind an der Peripherie am feinsten und nehmen nach innen hin an Kaliber zu.

Zu dieser Zeit beginnen im Eileibe Differenzierungen aufzutreten, die es nötig machen, jetzt die Aufmerksamkeit auf den animalen Pol des Eies zu richten. (Fig. 6.)

Animaler und vegetativer Pol des Eies sind, wie bereits bemerkt, schon sehr früh voneinander unterscheidbar. Das Keimbläschen liegt schon in jungen Eiern relativ sehr stark exzentrisch. In dem erwähnten Stadium nun macht sich oberhalb des Keimbläschens eine starke, sich dunkler färbende Verdichtung des Cytoplasmas bemerkbar. Sie grenzt nach aufwärts an die Eihüllen und geht seitlich etwa in halber Höhe des Keimbläschens in die schaumige Struktur über. In diesem Bezirk, der solchergestalt kappenförmig auf dem Keimbläschen liegt, fehlen die Vakuolen vollständig; nur allerzarteste Körnchen finden sich in ihm, so daß wir allerdings auch in diesem Bezirk eine Weitendifferenzierung des Cytoplasmas feststellen können.

Die beiden nunmehr verschiedenartig differenzierten Bezirke des Cytoplasmas sollen als Bezirk des feinkörnigen und des grobkörnigen Dotters bezeichnet werden, oder als grober und feiner Dotter. Der feine Dotter stellt die erste Anlage jenes in der Literatur so oft erwähnten und untersuchten „Deckels" des Neunaugeneies dar.

Sobald nun die Peripherie jetzt ringsum von Körnchen erfüllt ist, macht sich auch ein zarter lamellenartiger Streifen bemerkbar, der noch nach außen von den Dotterschichten gelegen ist und sie gegen die Eihüllen abgrenzt. Er ist am animalen Pol schmal und verbreitet sich stark nach dem vegetativen Pol zu. Dieser Streifen bleibt andauernd bis zu den letzten Schicksalen des Eies dotterfrei und ist nur von zarten Körnchen erfüllt, die gelegentlich eine besondere Anordnung zeigen (cf. unten Kap. II).

Es ist die von fast allen Autoren erwähnte Randschicht, die als Membrana vitellina aufzufassen ist.

Während im weiteren Verlaufe der Eireifung der grobe Dotter immer weiter zentralwärts vordringt, gehen im Bereiche des feinen Dotters auffällige Veränderungen vor sich. Auf dem oben beschriebenen Stadium nimmt die Kappe feinen Dotters die ganze Breite zwischen Keimbläschen und Membrana vitellina ein. Eier, die ein wenig älter waren und von Petromyzon Planeri nach der Metamorphose stammten, zeigten nun das Bild der Fig. 7. Es war also jetzt auch oberhalb der Kappe feinkörnigen Dotters endlich die Entstehung von Vakuolen erfolgt. Diese Vakuolenschicht hatte sich nun aber nur an einer Stelle mehr in die Tiefe gesenkt und zwar gegen die Mitte des Bezirkes von feinem Dotter hin. Diese Mitte hatte sie durchbrochen, so daß anstatt einer Scheibe nunmehr ein Ring von feinem Dotter zwischen animalem Pol und Keimbläschen gelegen ist. Im Centrum dieses Ringes ist zunächst vakuolisierte Substanz gelegen.

Auf einem abermals etwas älteren Stadium von Petromyzon Planeri (Fig. 8) sieht man nun eine höchst interessante Weiterentwickelung. Der Zapfen von vakuolisierter Substanz hat sich flach auf der Oberfläche des Keimbläschens ausgebreitet, also gleichsam den Ring feinen Dotters allseitig unterminiert. Gleichzeitig sind die Massen feinen Dotters stark gewachsen, die Entfernung zwischen animalem Pol und Keimbläschen ist größer geworden.

An dieser Stelle findet sich nun insofern eine Lücke in meinen Beobachtungen, als ich, wie in der Einleitung erwähnt, die älteren Stadien der Eientwickelung nicht mehr an P. Planeri, sondern an P. fluviatilis untersucht habe. Es ist also fraglich, ob die Erscheinungen wirklich derart auseinander hervorgehen, daß man das nun folgende Stadium direkt auf das zuletzt beschriebene beziehen darf. Bei der Aehnlichkeit beider Eier scheint mir das aber in gewissen Grenzen erlaubt.

Das Stadium von Petromyzon fluviatilis (Fig. 9), das mir den nächsten Anschluß zu bieten scheint, stammt von einem Anfang Dezember 1900 getöteten Tier. Die Abbildung zeigt aufs allerschönste einen trichterförmigen Kanal, der vom animalen Pol bis zum Keimbläschen hinführt. In seinem oberen Teil ist der Kanal frei von Dottermassen, in der Tiefe sieht man grobkörnigen Dotter, der sich auch flach auf dem Keimbläschen selbst ausbreitet. Dieser

Kanal ist bedeutend enger und länger als der vakuolisierte Kanal des letzten Stadiums. Dafür ist aber auch die Masse des feinen Dotters wieder beträchtlich höher geworden, so daß aus diesem Dickenwachstum des feinen Dotters — entsprechend dem gesamten Wachstum des Eies — auch die Formveränderung jenes Kanales erklärlich wird. Die Erscheinung des groben Dotters in diesem Bezirk beruht auf derselben Gesetzmäßigkeit, mit der auch sonst im Ei in der Umgebung der Vakuolen grober Dotter auftritt.

Zu beiden Seiten des Kanales erscheinen nun die Massen des feinen Dotters nicht mehr einheitlich wie zuvor, sondern von Inseln und Strängen groben Dotters durchsetzt. Stellen wir uns den Ablauf dieses Vorganges vor, durch den es dazu kommt, so gelangen wir zu der Weiterführung jenes durch die vorige Abbildung (Fig. 7) gegebenen Stadiums. Es kriechen nämlich die Vakuolen allmählich von dem Kanal und von der Oberfläche des Keimbläschens aus in den feinen Dotter hinein und zerklüften ihn. Im Anschluß daran entstehen dann inmitten des feinen Dotters grobe Dottermassen. Was aber die ganze Bildung als etwas Besonderes charakterisiert, das ist die scharfe Grenze, die seitlich gegen den groben Dotter besteht und die zarte Schale, die vom feinen Dotter aus sich um das Keimbläschen herumlegt. Bereits auf den beiden früheren Stadien der Figg. 7 und 8 hatte sich diese Schale um das Keimbläschen differenziert und war mit dem feinen Dotter in Verbindung getreten.

Von hier an wird es schwieriger, die Veränderungen zu verfolgen, weil der Reifezustand der Eier selbst bei gleichalten Tieren schwankt. So fand ich z. B. die Eier eines Anfang Januar getöteten Tieres schon weiter entwickelt als die vom Februar und März. Es ist also, da man den Zustand der Eier dem Tiere nicht ansehen kann, schwer, allein durch das Konservieren in bestimmten Intervallen, wie ich es getan habe, eine lückenlose Reihe zu erhalten. Einen großen Einfluß hat offenbar auch die Länge der Zeit zwischen Fang und Tötung, insofern sich bei lange gefangenen Tieren die Reifung verlangsamt. Auch kommt es sehr darauf an, unter den vielen Hunderten von Schnitten eines Eierhaufens nur die völlig oder annähernd längs getroffenen Schnitte der Beschreibung zu Grunde zu legen, da auf Schrägschnitten über die Form des Kanales und seiner Reste nur Irrtümer entstehen können.

Immerhin konnte ich noch drei verschiedene Stadien der Entwickelung des feinen Dotters beobachten, die sich untereinander

und mit den vorhergehenden Stadien zu einer Reihe vereinigen. Zunächst wird die Masse des groben Dotters immer mächtiger (Fig. 10). Sie bildet jetzt einen abgestumpften Kegel, der vom animalen Pol her den feinen Dotter auseinanderdrängt. Nur oberhalb des Keimbläschens selbst findet sich noch vakuolisierte Substanz, die stets deutlich eine grubige Vertiefung in der Oberfläche des Keimbläschens hervorbringt.

Weiterhin (Fig. 11) sinkt nun die Masse des groben Dotters tiefer gegen das Keimbläschen hinein, während sich die Wände des kraterartig ausgehöhlten weißen Dotters darüber einander nähern. Wir finden also auf diesem Stadium von der Membrana vitellina am animalen Pol aus ein Maschenwerk feinen Dotters sich gegen das Keimbläschen hin herabsenken. Die Maschen sind am animalen Pol sehr fein und von feineren Dotterkörnchen erfüllt. Gegen das Keimbläschen hin werden die Maschen größer, die Dotterkörnchen gröber. Es läßt sich nicht verkennen, daß hier bereits die Körnchen des groben Dotters, die in der Deckelbildung überhaupt vorkommen, im ganzen genommen viel feiner geworden sind. Seitlich ist auch hier wiederum der feine Dotter scharf gegen das übrige Cytoplasma abgegrenzt und umzieht ebenfalls in zarter Schicht wie früher das Keimbläschen.

Dies ist offenbar das Stadium, das Böhm von dem Deckel abgebildet hat. Böhm behauptet nun aber, daß der Deckel keine bleibende Bildung sei, vielmehr zu Grunde gehe, daß aber das „Polplasma“ neu entstehe und dem Karyoplasma seinen Ursprung verdanke [1]). Diese Ansicht kann entstehen, wenn man die Zwischenstadien vom Aufsteigen des Keimbläschens an nicht kennt. Ich besitze solche Stadien, allerdings auch nur wenige, da der Aufstieg offenbar sehr rasch erfolgt. Das erste entstammt einem Tier, das den Winter über in Gefangenschaft gewesen war und Anfang März getötet wurde. Das Keimbläschen ist hier an Masse bereits

1) Leider ist bei Böhm weder in der vorläufigen Mitteilung noch in der ausführlichen Darstellung Genaueres über das Alter der dem Laichen nahen Petromyzonten, überhaupt nicht einmal etwas über ihre Herkunft gesagt. Seine Fig. 6, die aus der Zeit der Metamorphose stammen soll, ist möglicherweise aus viel späterer Zeit. In seiner Fig. 2 scheint mir nicht nur gleichfalls ein älteres Stadium, sondern zugleich ein Schrägschnitt vorzuliegen, weil das kubische Epithel scheinbar sehr hoch auf den animalen Pol hinaufreicht. — Es ist viel sicherer und bequemer, diese Stadien am Flußneunauge zu studieren (cf. Einleitung, p. 676).

verkleinert und liegt ein wenig weiter peripherisch. Gleichwohl ist auch hier die Masse feineren Dotters zwischen animalem Pol und Oberfläche des Keimbläschens vorhanden, ist wie früher seitlich gegen den groben Dotter abgegrenzt und umgibt das Keimbläschen mit feiner Hülle. Gegen jüngere Stadien verhält sich die Bildung dadurch abweichend, daß die Körnchen des darin vorhandenen groben Dotters noch viel feiner (in der Mitte reichlicher) und zugleich auch spärlicher geworden sind.

Noch kleiner und noch mehr peripherisch gelagert findet sich das Keimbläschen einiger Eier, die dem Ovarium eines Ende März aus Rathenow mir gesendeten und Mitte April getöteten Tieres entnommen worden waren. Die Bauchdecken dieses Tieres waren bereits weich. Die meisten Eier hatten bereits das Keimbläschen verloren, so daß man bei den wenigen Eiern, die es noch zeigten, anzunehmen berechtigt ist, daß es kurz vor seinem Untergange steht. Es geht dies auch aus seiner Größe hervor (Fig. 12). Gleichwohl wird auch hier die nun schon wohlbekannte Bildung nicht vermißt, die gegen früher nur den einen Unterschied zeigt, daß sie jetzt nur noch von feinen Dotterkörnchen erfüllt und im ganzen etwas verdichtet ist.

Wenn ich hieran ein definitives Stadium anschließe, so geschieht es, um zu zeigen, daß mir das von Böhm und anderen geschilderte Polplasma nicht unbekannt geblieben ist. Die Eier stammen aus demselben Ovarium, das auch das vorige Präparat geliefert hat. Das „Polplasma“ (Fig. 13) bildet einen sich von kreisförmiger Grundebene in das Ei einsenkenden Zapfen, der mit seiner Spitze jenen Punkt bezeichnet, bis zu dem das Keimbläschen aufgestiegen ist. Die Masse des Polplasmas ist fast völlig frei von Dotterkörnchen und besitzt ein sehr dichtes Gefüge.

Es ist ja natürlich nicht ausgeschlossen, daß dennoch der von Böhm behauptete Wechsel in der kurzen Zeit der Umwandlung des Keimbläschens stattfindet. Indessen ist es im höchsten Maße unwahrscheinlich, daß eine Bildung, die zu so früher Zeit der Eientwickelung auftritt und konstant bis zu den letzten Zuständen des Keimbläschens verfolgt werden kann, nun plötzlich untergehen und durch Kernsubstanz ersetzt werden sollte. Wir haben aber außerdem geradezu Spuren, die das Karyoplasma bei seinem Aufstieg zurückläßt, durch die es zeigt, was aus seinem Inhalt geworden ist (cf. unten p. 710). Es ist natürlich möglich, daß schließlich am animalen Pol die letzten Tröpfchen Karyoplasma sich dem feinen Dotter beimischen, was aber dem Ergebnis meiner

Untersuchungen keinen Abbruch tut, dem nämlich: daß das sog. „Polplasma“ des Neunaugeneies die letzte Phase in der Entwickelung einer Bildung ist, die schon frühzeitig im unreifen Ei durch Differenzierung im Plasma des animalen Poles entsteht.

Die oben erwähnten, so mannigfachen Beschreibungen haben somit eine einheitliche Zusammenfassung gefunden. Es liegt zugleich aber ein Beweis für die Richtigkeit meiner Darstellung in dem Umstande, daß es uns jetzt erst verständlich wird, was die einzelnen Untersucher gesehen und abgebildet haben. Das früheste Stadium hat offenbar CALBERLA vor sich gehabt. Seine oben wiedergegebene Figur (Textfig. 2) entspricht meiner Fig. 7 und 8. Seine Figur (in Textfig. 1 wiedergegebene Abbildung) mit der inneren Mikropyle und dem Spermagang entspricht völlig meiner Fig. 9. Aber BÖHM hat Recht, wenn er sagt, daß CALBERLA spätere Stadien nicht gekannt hat. Ein meiner Fig. 10 entsprechendes Stadium hat offenbar A. MÜLLERS Beschreibung zu Grunde gelegen, denn die Betrachtung von Flächenschnitten durch den animalen Pol hat mir oft das von MÜLLER beschriebene Bild geliefert. Die Abbildungen von OWSJANNIKOW, SCOTT und BÖHM würden dann schließlich etwa meinen Figg. 11 und 12 entsprechen.

Kapitel II.

Die Eihüllen und das Follikelepithel.

Membrana vitellina (Oolemma) — Zona pellucida s. radiata — Das Follikelepithel und seine Metamorphose — Theca folliculi.

Aehnlich wie die mannigfachen Widersprüche in den Schilderungen der Dotterbildung nur durch die Untersuchung einer annähernd lückenlosen Reihe von Eiern gelöst werden konnte, so wird auch die Lösung einer anderen Frage erst dadurch ermöglicht, daß wir auf frühe Zustände des Eies zurückgehen und ältere und älteste dann darauf beziehen. Diese Frage betrifft die Anordnung und das Schicksal des Follikelepithels. Bevor ich hierauf eingehe, möchte ich in Kürze bemerken, was ich über die Eihüllen im allgemeinen feststellen konnte.

Der Terminologie WALDEYERS (03, p. 288) folgend, seien am Neunaugenei primäre, sekundäre und tertiäre Eihüllen betrachtet. Unter den Eihüllen verdient als besondere Schicht die bereits oben erwähnte dünne, durchaus dem Ei selbst angehörige Plasmaschicht

Erwähnung. Ich habe sie niemals vermißt und auf allen Abbildungen wiedergegeben. Sie ist an das Auftreten des Dotters geknüpft, gelangt daher auch erst bei Eiern zur Beobachtung, die bereits peripherische Dotterablagerungen enthalten (Fig. 1—13). Sie ist sehr schmal und wird nach innen von der Zone der Vakuolen (Rindenschicht des Dotters) nach außen von der Eihaut selbst begrenzt. Diese Plasmaschicht ist bereits von CALBERLA beschrieben worden. Neuerdings beschreibt sie auch BÜHLER (02, 398). Er bemerkt durchaus zutreffend, daß sie nur durch exakte Färbungen und hohe Vergrößerungen zu unterscheiden sei. „Sie gehört, nach ihrem färberischen Verhalten und ihren Verbindungen mit dem Eiprotoplasma zu schließen, dem Ei selbst an, als eine dichtere Protoplasmaschicht.“ Mit BÜHLER betrachte ich sie als Membrana vitellina. Diese Membran ist am Ei nicht überall gleich stark, sie nimmt vielmehr gegen den vegetativen Pol ein wenig an Breite zu (cf. Fig. 6). Ich habe an ihr gelegentlich eine interessante Erscheinung gesehen (Fig. 1 und 6), nämlich eine feine Streifung. Bei starker Vergrößerung erwiesen sich diese Streifen dadurch hervorgebracht (Fig. 6), daß die mikrosomenartigen Körnchen, die in ihr vorkommen, sich reihenweise aneinander gelagert hatten — eine Beobachtung, die für die Erkenntnis des Mechanismus der Eiernährung des Eies weiterhin nicht ohne Bedeutung sein wird.

Nur auf sehr dünnen Schnitten (Fig. 1 u. 2) konnte ich einmal feststellen, daß die Membrana vitellina nicht hart an die Eihaut grenzt, sondern durch eine zarte, sehr helle Haut davon getrennt war. Es ist möglich, daß es sich hier um die von MAX SCHULTZE beschriebene, nach innen von dem „Chorion“ gelegene Dotterhaut handelt (cf. R. HERTWIG [03, p. 296]). Indes kann es sich auch um ein rein optisches Phänomen handeln.

Nach außen von diesen soeben beschriebenen Gebilden findet sich die eigentliche Eihaut des Neunaugeneies (Zona, Zona pellucida, Zona radiata). Ich fand diese Membran als eine ursprünglich einfache, sehr kräftige Haut vor, die aber bereits kurz nach der Metamorphose (Fig. 8) zwei Lagen unterscheiden läßt. Bald werden bei weiterer Reifung des Eies beide Lagen dicker und bilden schließlich eine überaus kräftige Decke um das Ei herum. Von diesen beiden Schichten schien die innere mir die festere zu sein. Dieselbe Schicht zeigte auch stets eine viel stärkere Affinität zu Farbstoffen. So hält sie z. B. das Hämatoxylin nach der Beizung mit Eisenoxydammonium viel länger zurück, als die äußere Schicht.

Beide Schichten schienen stets eng aneinander geschlossen und auch zu einander gehörig. Nur an zwei Präparaten bei sehr dünnen Schnitten, die zufällig durch Druck des Deckglases gepreßt worden waren, zeigte sich ein feines Maschenwerk zwischen beiden, ähnlich den Pfählen eines Spaliers. In dem abgebildeten Präparat (Fig. 2) sah man recht deutlich, wie die zarten Elemente der inneren Haut ansaßen und auch an ihr haften blieben, wenn die äußere Membran zurückwich.

Wenn nicht zu dieser Eihaut schon eine sehr beträchtliche Literatur vorläge, so würde ich ihre Beschreibung für eine sehr einfache und durch obige Worte für erledigte Angelegenheit halten. Indes zwingen mich einige Angaben der Literatur, noch ein weniges hierbei zu verweilen. Schon was ich oben erwähnt habe, stimmt nicht mit allem überein, was meine Vorgänger an dieser Eihaut gesehen haben. So ist nach Calberla (l. c., p. 438) die innere Schicht viel lockerer als die äußere. Nach Bühler (l. c., p. 398) färbt sich die äußere Zone stärker. Diese Abweichungen fallen aber nicht ins Gewicht gegenüber drei weiteren Punkten, die ich nun der Reihe nach erörtern muß.

R. Hertwig verwertet neuerdings wieder (l. c., Hdbch. p. 296) die Angabe, daß die Zona am animalen Pol verdickt sei. Diese Angabe stammt von Calberla her (p. 438/39) und findet sich später in Herforts Figuren. Ich selbst habe viele solche Bilder gesehen (z. B. Fig. 13), halte aber eine Darstellung nach solchen Bildern nicht für zutreffend, weil durch kein Mittel nachweisbar ist, daß es sich hier wirklich um exakte Längsschnitte durch die größte Ellipse des Eies handelt. Es leuchtet ein, daß Abweichungen von dieser Schnittrichtung, die sonst gar nicht auffallen mögen, gerade für die Dickendimensionen der Eihaut in Betracht kommen. Den exakten Längsschnitt eines Eies habe ich in Fig. 9 abgebildet. Es ist lediglich Sache des Zufalls, daß ein Ei gerade so getroffen wird. Solch ein Schnitt ist aber gerade sehr lehrreich. Daß er das Ei genau längs trifft, ist daran erkennbar, daß er jenen protoplasmatischen Kanal (s. o.) in ganzer Länge enthält. Hier sieht man nun, daß beide Schichten der Eihaut am animalen Pol verdünnt sind und zwar die innere stärker als die äußere, die am Pol nur eine seichte Einsenkung erkennen läßt.

Möglicherweise hängt die Frage der Mikropyle hiermit zusammen, indem Calberla bei schlecht konservierten Eiern im Bereich der von mir in Fig. 8 gezeichneten Verdünnung an der

inneren Schicht eine Kontinuitätstrennung wahrgenommen hat. Eine Mikropyle hat von älteren Autoren noch OWSJANNIKOW (l. c., p. 34) gelegentlich, nicht immer beobachtet und mag ähnlich getäuscht worden sein. Von späteren Untersuchern des Neunaugeneies haben weder BÖHM noch KUPFFER und BENECKE, noch HERFORT eine Mikropyle gesehen. Auch ich selbst habe niemals etwas dergleichen gefunden.

Einige Schlüsse auf die Existenz und etwaige Beschaffenheit der Mikropyle lassen sich ziehen, wenn wir die Verhältnisse des Bdellostomaeies berücksichtigen, die kürzlich durch DOFLEIN eine ausführliche, mit sehr schönen Abbildungen versehene Darstellung gefunden haben. DOFLEIN bildet in Fig. 9 seiner Arbeit den animalen („opercularen") Pol eines Eies ab, der von einer sehr dicken Eihaut umgeben ist. Diese Eihaut zeigt nun eine Mikropyle, die äußerlich in ihren Formen fast völlig jener alten Abbildung von CALBERLA entspricht.

Leider ist bei DOFLEIN die lineare Vergrößerung nicht angegeben. Nach Vergleich mit seinen sonstigen Figuren und nach den mir von den Zeißschen Mikroskopen her geläufigen Vergrößerungen schätze ich sie auf 200- bis 400fach. Die von mir in Textfig. 1 reproduzierte Abbildung von CALBERLA ist 200fach vergrößert. Man kann also annähernd beide Mikropylen miteinander vergleichen und sehen, daß die des Neunaugeneies reichlich 10mal so groß ist als die des Bdellostomaeies. Sie wären also, da das Neunaugenei ja ganz außerordentlich viel kleiner ist als das Bdellostomaei, ein wahres Scheunentor, während sie, den Größenverhältnissen beider Eier angemessen — unter der Voraussetzung, daß die hypothetische Mikropyle in irgend einer Relation zur Größe der Eier steht — eigentlich bei der von CALBERLA angewendeten Vergrößerung eben kaum noch hätte sichtbar sein müssen.

Es mag also immerhin hier, wie KUPFFER und BENECKE gemeint haben, eine permeablere Stelle vorliegen: eine direkte Kontinuitätstrennung findet sicherlich nicht statt. Dies führt nun auf den dritten Punkt, den nämlich, ob sich die Permeabilität der Zona pellucida überhaupt durch ein typisches anatomisches Merkmal kenntlich mache? Auch diese Angabe, daß nämlich die Zona durch radiäre Streifung ausgezeichnet sei, findet sich zuerst bei CALBERLA (p. 438/39), später tut ihrer BÖHM Erwähnung (p. 623), neuerdings BÜHLER (p. 398). OWSJANNIKOW (p. 34) und HERFORT (p. 60) vermissen sie. Ihnen schließe ich mich an, habe aber

zu erörtern, wodurch möglicherweise diese Abweichungen zu erklären seien?

Radiäre Streifungen sind, wie WALDEYER (p. 289) nachweist, bei den Eiern fast aller Wirbeltiere vorhanden. Indes scheinen mir zwei Gruppen solcher Streifungen unterscheidbar, die auf die Genese der Zona pellucida zurückführbar und in ihrem Wesen durchaus verschieden sein mögen. Diese Genese ist, wie bekannt, nicht ganz klar, zum mindesten nicht überall einheitlich. Bei Myxine (CUNNINGHAM) und Bdellostoma (DOFLEIN) ist sie z. B. eine sekundäre Eihülle, ein echtes „Chorion", d. h. ein Produkt des Follikelepithels. Es entsteht da die Eischale aus einzelnen Säulchen, die sich zueinander etwa wie die Schmelzprismen der Zähne verhalten. Jene Säulen, die jede einer Follikelzelle entsprechen, grenzen dann mit feinen Spalträumen aneinander, die später als Porenkanälchen in den jüngsten Schichten deutlich, in den älteren nicht so klar erhalten bleiben. Aehnlich bilden die Follikelzellen bei Säugetiereiern mit bestimmten Fortsätzen die Grundlage der Zona radiata (v. EBNER, RETZIUS). Diese beiden Fälle, die möglicherweise als einzige bei Wirbeltieren ein Beispiel echter sekundärer Eihüllen abgeben, tragen als bleibendes Zeichen ihrer Genese die radiäre Streifung an sich.

Dies aber trifft nicht für all die anderen Fälle zu, in denen die Zona als primäre Eihaut vom Ei selbst gebildet wird. Ebenso wie man sich vorstellt, daß das Spermium einer präformierten Pforte „bedürfe", um ins Ei hineinzugelangen, ebenso vermeint man, es müsse die Zona präformierte Kanäle für die Zufuhr des Nährmaterials besitzen. Beides scheinen mir durchaus anthropomorphe Vorstellungen zu sein und nicht, wie erforderlich, cytomorphe.

In einer kürzlich erschienenen, sehr interessanten kleinen Schrift von DEWITZ (03) wird der Nachweis gebracht, daß das Spermium sich vorzugsweise — eigentlich ausschließlich — in mikroskopisch feine Lücken und Spalten einbohrt, daß es an völlig glatten homogenen Oberflächen nicht zu haften vermöge. „Indem der vorüberschwimmende Samenfaden mit der Kopfspitze in eine solche Oeffnung gerät, wird er in der Weise gereizt, daß er das Bestreben erhält, sich gänzlich mit dem festen Körper in Kontakt zu bringen.

Auch die Passage des Spermiums durch eine Eihaut dürfte im wesentlichen durch eine Art von Thigmotaxis erfolgen, und der Durchtritt der gelösten Dotterbildner dürfte, infolge von Kapillari-

tätswirkungen, verbunden vielleicht mit aktiver Anziehung durch lebendes Protoplasma, durch die Eihaut hindurch erfolgen. Es bedarf hierzu keiner Kanäle, sondern es genügt die permeable, poröse Beschaffenheit einer tierischen Membran.

Von Wichtigkeit ist hierbei BÜHLERS Bemerkung p. 427: „Interessant ist — die Erkenntnis, mit welcher Leichtigkeit auch die unverletzte Eihaut von korpuskulären Elementen von ziemlicher Größe in beiden Richtungen durchsetzt wird. Es bedarf hierzu keineswegs breiter vorgebildeter Kanäle, denn, wie schon gesagt, halten sich die durchwandernden Körper nicht einmal an die Radiärstreifung. Offenbar genügt hierfür der Zustand, in welchem sich das Oolemm bei Eiern im Beginn der Degeneration befindet, der demnach einer steifen Gallerte entsprechen mag. Nichts hindert, anzunehmen, daß die Zona auch beim reifen ovulierten Ei eine ähnliche Umwandlung eingeht, und die seiner Zeit viel diskutierte Frage nach dem Eintritt der Spermatosomen ist gelöst, auch wo keine besonderen Eingangspforten hierfür vorhanden sind."

Die bei dotterreichen Eiern so oft beschriebenen radiären Streifungen scheinen mir ausreichend dadurch erklärt zu sein, daß sie in einer Art natürlicher Füllung befindliche und in diesem Zustande konservierte Poren der Eihaut darstellen, also keine ein für alle Mal festen, sondern je nach ihrem Füllungszustande bald hier, bald da, bald gar nicht erscheinenden Einrichtungen darstellen. Es wäre ähnlich, wie wenn uns die Lymphbahnen eines Körperabschnittes nur von ihrem etwa noch nach dem Tode erhaltenen natürlichen Füllungszustande bekannt wären, wo wir denn bald die distalen, bald die proximalen Bezirke gefüllt, bald aber auch alles leer fänden. Jeder Fall würde aber zu einer anderen Auffassung der Anordnung jener Bahnen führen.

Völlig in dieser Lage befinden wir uns aber der Literatur beim Petromyzontenei gegenüber. Denn die Beschreibungen der „radiären Streifungen" lauten eigentlich in jedem Falle anders. CALBERLA meint, die Kanälchen liegen in der äußeren Schicht und durchziehen auch die innere. Bei BÖHM (p. 623) ist die innere allein gestreift, bei BÜHLER ist wieder die innere ganz homogen, die äußere hingegen mit sehr feinen Radiärstrichen versehen. Ich betrachte daher die radiären Streifungen wenigstens am Neunaugenei als erstlich prinzipiell verschieden von denen einer sekundären Eihülle, vielmehr zweitens als den Ausdruck eines durch die Tötung des Eies nur konservierten, während

des Lebens indes transitorischen Füllungszustandes einer permeablen Membran.

Der Leser möge die ausführliche Berücksichtigung dieser Fragen nachsichtig beurteilen und als eine Abschweifung von dem geraden Wege meiner Beschreibung betrachten, zu dem ich mich jetzt wieder zurückwende. Nach der Besprechung der primären Eihüllen dürfte es fraglich erscheinen, ob das Neunaugenei etwa auch irgend welche sekundären, der Schale des Bdellostomaeies homologe Hüllen besitzt. Solange sich das Ei im Ovarium befindet, sicherlich nicht. Das Ei liegt mit seiner Zona pellucida fest in eine bindegewebige Theca folliculi eingeschlossen, an der ich, wie Bühler, zwei Lagen unterscheiden konnte. Jede dieser Lagen besitzt eine sehr deutlich ausgeprägte Kernreihe (Fig. 9, 11). Zwischen Ei und Theca indes findet sich das Follikelepithel, das uns nunmehr in sehr eigentümlichen Verhältnissen entgegentritt. Die erste Entstehung des Follikelepithels habe ich an anderer Stelle geschildert (Verhandl. der anat. Gesellschaft in Heidelberg 1903). Es ist von Peritonealzellen abzuleiten, die in die Zellnester der Ovocyten hineinwachsen und sich eng an die einzelnen Eizellen anlegen. In Fig. 14 sind einige solcher Follikelzellen abgebildet, doch sind sie schwer von Mesenchymzellen zu sondern. Sie sind dadurch kenntlich, daß sie der Oberfläche des Eies eng angeschlossen sind. Bei älteren Eiern (Fig. 16) bewirkt die durch die Konservierung hervorgerufene allgemeine Zusammenziehung der Gewebe bisweilen sogar, daß die den Kern tragenden Teile der Follikelzellen eine Delle in der Oberfläche des Eies hervorbringen. Es fällt später immer schwerer, Follikelzellen im Ovarium nachzuweisen. Denn sie werden sehr platt und es ist begreiflich, daß man, je größer das Ei ist, um so seltener in einem Schnitt die Kerne einer Follikelzelle nachzuweisen im stande ist; man wird also weite Strecken der Eioberfläche scheinbar frei von Follikelepithel finden, bis es gelegentlich einmal glückt, den Kern einer solchen Zelle festzustellen. Das Bild solch einer Stelle gibt Fig. 1 wieder. Sie bietet direkten Anschluß an die Fig. 1 der Bühlerschen Arbeit, der das Follikelepithel (p. 397) „als eine Schicht äußerst abgeflachter, weit auseinandergezogener Zellen zwischen Theca und Ei“ beschreibt.

Infolge dieser Uebereinstimmung meiner Befunde mit den Ergebnissen dieser neueren Untersuchung glaubte ich, solchen Bau des Follikelepithels als sicher bestehend annehmen zu dürfen und suchte nach Erklärungen für die Darstellung, die ich bei älteren

Untersuchern gefunden hatte. Zunächst lag eine Beschreibung von Böhm (p. 623 und 625) vor, der bei beginnender Metamorphose ein einschichtiges Granulosaepithel aus kubischen Zellen gefunden hatte. Dies Epithel war am animalen Pol niedriger, als am vegetativen. Bei geschlechtsreifen Eiern hat dieser Unterschied noch zugenommen. Das Granulosaepithel bekleidet in einfacher Schicht die Eihaut. Am animalen Pol finden sich ganz platte Zellen, die gegen den vegetativen Pol höher werden. „Mit dem Höherwerden pflegt ein degenerativer Prozeß Hand in Hand zu gehen. Das Protoplasma der höheren Zellen wird von Fäden durchzogen, die das Ansehen einer schleimartigen Substanz aufweisen. Am vegetativen Pol, wo die Zellen sehr groß und hoch sind, ist der Verschleimungsprozeß so weit gediehen, daß man nur in seltenen Fällen den verdeckten Kern nachzuweisen im stande ist." —

Diese Beschreibung Böhms konnte ich zunächst auf keine Weise bestätigen. Ich dachte an atretische Follikel oder an Irrtümer Böhms, zumal ich auch sonst Bedenken hatte, die Reihenfolge seiner Abbildungen, als Wiedergabe verschiedener Reifungsgrade, für richtig zu halten. Indes berichtet auch die alte, überaus sorgfältige Untersuchung von Owsjannikow (p. 33), daß sich auf der Zona eine Lage kleiner, sich mit Pikrokarmin stark färbender Zellen befände. „Da es schwer fällt, Kerne in diesen Zellen zu entdecken, so haben sie Aehnlichkeit mit Dotterelementen."

Die Erklärung dieser Widersprüche ist nun folgende: Meine obige Beschreibung, sowie die Bühlers, beziehen sich auf Eier, die von der Reife noch relativ weit entfernt sind. Böhms und Owsjannikows Darstellung bezieht sich auf ältere, reifere Eier. Das Follikelepithel ist keine schematisch starre Schicht, sondern bringt durch bestimmte Veränderungen auch morphologisch die Bedeutung zum Ausdruck, die es für das Leben der Eizelle besitzt.

Fig. 3 stellt den Rand eines Eies dar, das am 7. März konserviert wurde. Das Tier war im Herbst gefangen und den Winter über im Bassin gehalten worden. Es fehlten ihm noch 2 Monate zur Reife. Der Schnitt war kein Längsschnitt; die abgebildete Partie befand sich in der Nähe des vegetativen Poles. Man sieht die vakuolisierte Rundschicht des Dotters, darauf die dotterfreie Membrana vitellina, hierauf die innere stärkere, gefärbte Lage der Zona pellucida, sodann die etwas breite äußere Lage. Es folgt nun eine Lage sehr langer und dabei ziemlich hoher Zellen,

die das Follikelepithel bilden. Es war zunächst schwer, die Zellgrenzen festzustellen, bis es gelang, ein sicheres Merkmal in dem Verhalten der Zona zu entdecken. Es schiebt sich nämlich die Zona stets mit einem kleinen Spitzchen zwischen zwei aneinander stoßenden Follikelzellen ein. Kerne sind auf diesem Stadium noch deutlich nachzuweisen als feinkörnige Gebilde mit starkem Nucleolus. Sonst aber bieten die Zellen ein sehr seltsames Aussehen dar. Ihr Inneres ist dicht erfüllt von Tropfen, die sich mit Pikrinsäure stark färben und dicht aneinandergedrängt der Zellsubstanz das Aussehen eines groben Schaumes verleihen. Man kann die Follikelzellen hier sehr wohl mit Pflanzenzellen vergleichen, namentlich was die Verteilung von Protoplasma und Deutoplasma und die Lage des Kernes anbelangt. Es ist klar, daß eine zarte protoplasmatische Wandschicht vorhanden sein und den Kern einhüllen muß, doch konnte ich sie selbst bei den stärksten Vergrößerungen nicht nachweisen. Dieses Stadium würde der Beschreibung von Owsjannikow wohl angepaßt sein.

Ein weiteres Stadium habe ich in Fig. 4 abgebildet. Die Eier waren älter aber noch nicht völlig reif und besaßen noch ein Keimbläschen. Das Tier war Anfang Mai in Rathenow a. H. gefangen und in Breslau sofort getötet worden. Die allgemeinen Verhältnisse der Randschichten und Zonae sind die gleichen wie vorher. Auch hier sieht man die Zona externa mit feinen Zähnchen zwischen die Follikelzellen eingreifen. Die Follikelzellen selbst sind höher geworden. Einen Kern konnte ich in ihnen nicht mehr deutlich nachweisen. Die Masse, von der sie erfüllt waren, lag in einzelnen Tropfen und Schlieren gesondert. In höchst auffälliger Weise sah ich aber bei dieser Fixation, daß die Inhaltsmassen der peripherischen Dottervakuolen genau die gleiche Konsistenz und Färbung angenommen hatten, wie die Inhaltsmassen der Follikelzellen. Es war das kein vereinzelter Fall; auch sonst waren beide Massen oft ähnlich gefärbt, indes zeigte sich die Erscheinung nie wieder so vortrefflich wie hier.

Endlich fand ich bei den Eiern eines im April getöteten Tieres, die bereits das Keimbläschen verloren hatten, eine weitere Ausbildung des Follikelepithels, die ich in Fig. 5a und b veranschaulicht habe. Bei a ist der Rand eines fast genau längsgetroffenen Eies dicht am vegetativen Pol abgebildet. Man sieht die hohen, breiten Zellen, die wiederum in grubige Vertiefungen der Zona eingelagert sind. Kerne konnte ich in ihnen nicht mehr nach-

weisen, vielmehr nur feinste Fädchen, die zwischen hellen, vakuolenartigen Räumen gelegen waren, außerdem zahllose feinste Körnchen. Die Figur b stellt dasselbe Epithel im Flachschnitt dar und dient zur Ergänzung unserer Vorstellung von der Form dieser Zellen.

Dieses letzte Stadium dürfte wohl der Beschreibung von Böhm entsprechen.

Zur Vervollständigung unserer Vorstellungen möge noch dienen, daß die Follikelzellen am animalen Pol niemals irgendwie bedeutsame Dimensionen annehmen. Dies hat Böhm ganz richtig gesehen. Vom Pol an nach den Seiten zu ist der Uebergang zunächst kaum bemerkbar, bis plötzlich ungefähr in halber Höhe des Eies ein ziemlich starkes Dickenwachstum des Eies stattfindet.

Ich will gleich an dieser Stelle die außerordentlich große Bedeutung dieser Befunde am Follikelepithel erörtern, die sie für unsere Kenntnis von der Form und dem Leben des Eies besitzen. Wir müssen uns zu diesem Zwecke noch einmal eine ganze Reihe von Beobachtungen ins Gedächtnis zurückrufen, die bereits an früheren Stellen dieser Arbeit mitgeteilt worden waren. Nämlich

1) die Entstehung des Dotters in zwei getrennten Phasen;
2) die Verteilung des Dotters im Ei selbst;
3) die Beschaffenheit der protoplasmatischen Membrana vitellina und der Zonae und
4) die Veränderungen des Follikelepithels und seinen an beiden Polen verschiedenen Bau.

Schon allein durch diese Zusammenstellung wird uns ein Einblick in den Mechanismus der Dotterbildung gewährt, wie er klarer kaum jemals sein kann. Wir müssen von der Existenz des Dotterkernes hierbei zweifellos ausgehen. Schon V. Häcker (99, p. 123) hat ausgesprochen, daß dies Gebilde mit der Dotterbildung keinen direkten Zusammenhang besitzt, vielmehr nur ein sichtbarer Niederschlag eines Produktes des intracellulären Stoffwechsels sei. Er liefert nach Häcker nicht selbst Dotter, setzt vielmehr den Eileib in eine Art chemischer Bereitschaft, auf Grund derer erst später die Dotterbildung erfolgt. Nach den Untersuchungen von Gross (99) ist das Hühnereidotter, dem das Fischeidotter ziemlich nahe verwandt wäre, ein Körper, der an Eiweiß gebunden einen Nuklein und einen Organischen Phosphor enthaltenden Körper gebunden enthält. Aller Wahr-

scheinlichkeit nach ist in dem Dotterkern nukleinhaltiges Material vorhanden, das in gelöster Form aus dem Keimbläschen nach außen tritt, um sich dann später im ganzen Cytoplasma zu verbreiten, ein Vorgang, der sich durch eine stärkere Basophilie des Eileibes grob äußerlich kundgibt.

Wir gewahren von einer Tätigkeit der Follikelzellen auf diesem Stadium noch nichts. Wir sehen nur, daß an der Peripherie des Eies zuerst Vakuolen mit charakteristischem Inhalt, sodann in der Umgebung dieser Vakuolen die ersten Dotterkörnchen entstehen. Später aber sehen wir die Follikelzellen anschwellen und nach der Produktion eines reichen Inhaltes zu Grunde gehen. Die Beteiligung des Follikelepithels an der Dotterbildung ist für viele tierische Eier bereits sicher nachgewiesen worden (Lubosch, 1902b). Bei Petromyzon müssen wir aus den destruktiven Veränderungen des Epithels auf eine gleiche Tätigkeit schließen. Bei den Eiern der Knochenfische wird, wie es Milroy (98) chemisch nachgewiesen hat, von den Follikelzellen aus der Ovarialflüssigkeit Phosphor, organisch gebunden, aufgenommen und zu einer Vorstufe des Dotters umgewandelt. Bei Petromyzon nehme ich das gleiche an und halte es für sicher bewiesen, daß diese, eine Vorstufe des Dotters bildende Substanz durch die Zona hindurchströmt. Ja, selbst im Ei macht sich diese Strömung gelegentlich noch durch eine radiäre Streifung der Membrana vitellina bemerkbar (s. o. p. 691). In den „Vakuolen“ sehe ich den ersten Niederschlag des in den Follikelzellen bereiteten und ins Ei übergetretenen „Vordotters“. Zwischen dem Inhalt dieser Vakuolen, dem „Vordotter“ und dem durch den Dotterkern im Eiplasmaverbreiteten nukleinhaltigen Körper vollzieht sich nun eine chemische Verbindung, als deren Niederschlag die Dotterkörnchen selbst zu betrachten sind. Eine ganz ähnliche Schilderung gibt Doflein von der Dotterbildung des Bdellostomaeies. (S. u. p. 718.)

Sehr deutlich wird uns die Tätigkeit des Follikelepithels aber erst dann, wenn es nicht mehr im stande ist, seine Stoffwechselprodukte an das Ei abzugeben. Vielleicht werden wir, so lange uns der Mechanismus noch nicht im einzelnen übersehbar ist, gut tun, uns vorzustellen, daß dem Dottergehalt des Eies eine bestimmte Grenze gesetzt ist — möglicherweise durch die Menge des Nukleins, das durch den Dotterkern ins Ei hinausgetragen worden ist. Es tritt ein Moment ein, wo der Inhalt der Vakuolen nicht mehr in

Dotter übergeführt werden kann, wo mehr Zufuhrstoffe gebildet, als verbraucht werden. Die Veränderungen des Follikelepithels verlaufen dann weiterhin unter dem Bilde der einfachen Hypertrophie und ihren Folgezuständen und zwar unter dem einer kompensatorischen Hypertrophie (VIRCHOW, Cellularpathologie, p. 274). „Jedes Gewebe besitzt erfahrungsgemäß nur gewisse Möglichkeiten und Grade der Vergrößerung, innerhalb deren es im stande ist, sich regelmäßig zu konservieren; wird dieser Grad, und namentlich schnell, überschritten, so sehen wir immer, daß für das weitere Leben des Teiles Hindernisse erwachsen und daß, wenn der Prozeß besonders akut von statten geht, eine Schwächung des Teiles bis zu vollständigem Vergehen desselben eintritt. Vorgänge dieser Art bilden schon einen Teil jenes Gebietes, das man im gewöhnlichen Leben der Entzündung zurechnet" (p. 275).

Die Geschichte des Follikelepithels beim Neunauge führt uns diesen Vorgang gleichsam im Paradigma vor. Zunächst schwillt die Zelle an, der Kern ist noch vorhanden. — Sie speichert immer größere Massen in sich auf; der Kern geht zu Grunde. Praktisch ist dies Stadium interessant, weil wir zu dieser Zeit die Vorstufen des Dotters in den Randschichtvakuolen und im Follikelepithel zugleich sehen können. Schließlich zerfallen die Zellen vollständig. Wir können also zusammenfassend sagen, daß das Follikelepithel am Ende der Entwickelung der Ovarialeier durch Entzündung (vitellogene?) zu Grunde geht. Es ist vielleicht im Wesen derselbe Vorgang, der sich im Untergang der Nährzellen im Insektenovarium zu Gunsten des kleinen Eies vollzieht.

Wenn BÖHM von einer Verschleimung des Follikelepithels spricht, so ist der Ausdruck wohl mehr aus Verlegenheit, denn als aus richtiger Erkenntnis der Sachlage entstanden. Denn BÖHM sagt weiter, daß die Eier mit diesem verschleimten Epithel in die Bauchhöhle gerieten; er leitet offenbar die Gallertschicht des Eies von diesen „verschleimten" Follikelzellen ab. Ich habe auch Bauchhöhleneier geschnitten, aber niemals an ihnen auch nur Spuren des Epithels oder irgend welcher Produkte gesehen, die sich auf dies Epithel hätten beziehen lassen. Die sich furchenden Eier und die jungen Larven besitzen außer den Zonae überhaupt keine solche Gallertschicht wie etwa das Froschei. BÖHM hat einfach die früheren Zustände des Epithels nicht gekannt, sonst hätte ihm das nicht entgehen können.

Andererseits aber nehme ich an, daß die von Bühler[1]) und mir übereinstimmend geschilderten Degenerationsvorgänge am Epithel nicht erst an das Platzen oder die Atresie des Follikels gebundene Erscheinungen, sondern physiologische Vorgänge sind, die das normale Ende des Follikelepithels überhaupt vorstellen.

Was ich über die Geschichte des Follikelepithels beim Neunauge feststellen konnte, scheint mir zur Frage des Corpus luteum in direkter Beziehung zu stehen. Denn fragen wir, welche Bedeutung dem Follikelepithel zukommt, so ist es physiologisch nur aufzufassen als eine Nährzellengruppe, morphologisch nur als Homologon jener z. B. bei Insekten so weit verbreiteten „Nährzellen" und genetisch nur als modifizierte Keimzellen selbst. Wie die Eizelle durch die Befruchtung ihr selbständiges Dasein beendet, so die Follikelzelle bei Abschluß der Dotterbildung des Eies. Bei Petromyzon wenigstens kann schon deshalb — ganz im Sinne Bühlers — dem Follikelepithel keine aktive, produktive, regenerierende Rolle bei der Bildung des Corpus luteum zugeschrieben werden. Ob dies bei höheren Tieren, z. B. den Säugetieren, anders ist, entzieht sich meiner Beurteilung.

Eine von dem verstorbenen Professor Born gehegte und neuerdings von zweien seiner Schüler zu beweisen unternommene Idee war es, daß das Corpus luteum der Säugetiere eine Drüse mit sog. innerer Sekretion sei, bestimmt, durch Absonderung von Säften die Implantation des Eies im Uterus zu befördern. In einer soeben darüber erschienenen Untersuchung schildert F. Cohn (03) die Veränderung der Follikelepithelien am Kaninchenovarium. Die Befunde sind nicht ganz ohne Analogie mit den von mir in ihrem Beginn und in ihrem weiteren Verlaufe von Bühler[2]) ge-

---

1) Bühler beschreibt, daß auch bei ungeplatzten Follikeln sich die erste Rückbildungserscheinung in einer Vergrößerung des Epithels und in der Ansammlung einer dichten homogenen Masse darin zeige, bei noch völlig intakten Hüllen. Er nimmt an, daß die Zellen Dotter von innen her aufgenommen hätten. Später finde auch sogar eine Auswanderung von Dotterbestandteilen aus dem Ei durch die Membranen nach außen statt. Bemerken will ich, daß ich die von mir beschriebenen Erscheinungen stets an allen Eiern des betreffenden Ovarialstückchens und ferner an mehreren, zu verschiedenen Zeiten konservierten Ovarien (s. o.) gesehen habe, daß es sich also nicht um atretische Follikel gehandelt hat.

2) Bühlers Untersuchungen werden von Cohn nicht erwähnt.

schilderten Vorgängen an Fischeiern. Indes kann ich mich dem Verf. in der Verwertung seiner Beobachtungen nicht anschließen. Folgende Veränderungen wurden von Cohn am Granulosaepithel beobachtet.

1) Sprungreifer Follikel: Zellkörper von geringer Größe. Die Kerne bilden den Hauptbestandteil des Eies. Zellgrenzen nicht deutlich ausgeprägt. Dichtes Chromatingerüst. Vereinzelte Mitosen.
2) Corpus luteum, $20^1/_2$ Stunden. Zellkörper nicht viel größer. Kerne ungefähr aufs Doppelte vergrößert. Deutliches Chromatingerüst. Keine Kernteilungsfiguren.
3) Corpus luteum, 22 Stunden. Wenig verändert. Keine Mitosen.
4) Corpus luteum, 42 Stunden. Starke Vergrößerung des Protoplasmaleibes. Chromatin der Kerne feiner verteilt. Einen oder mehrere Nukleolen. Eine einzige Epithelmitose.
5) Corpus luteum, $44^1/_2$ Stunden. Protoplasma wabige Struktur durch Einlagerung feinster tropfenförmiger Gebilde. Kerne fein verteiltes Chromatingerüst. 1—2 Kernkörperchen. Keine Mitosen.
6) Corpus luteum, $48^1/_2$ Stunden. Feinwabig strukturiertes Plasma. Kern mit fein verteiltem Chromatin. 1—2 Kernkörperchen.
7) Corpus luteum, 68 Stunden. Reicher an Vakuolen. Kerne bläschenförmig und hell. Kernkörperchen sind sichtbar.

Cohn beschreibt dann weiter, daß die Vakuolen im wesentlichen Fett als Inhalt haben (Osmiumreaktion) und daß zahlreiche Kapillaren sich im Corpus luteum entwickeln. Da von „sonstigen" Degenerationszeichen im Corpus luteum nichts zu entdecken sei, so hält er diese fettigen Einschlüsse für sekretartige Plasmaprodukte, die auf dem Wege der Kapillaren aus dem Corpus luteum dem Körper zugeführt würden (p. 762). Als merkwürdige und beweisende Tatsache wird hervorgehoben, daß der Höhepunkt der Kapillarenentwickelung und die stärkste Entfaltung der Granulosazellen „ungefähr" mit der Implantation des Eies zusammenfallen. — All dem gegenüber wird eine sehr kräftige, sich durch reichliche Mitosen auszeichnende Vermehrung der Bindegewebszellen zugegeben.

Wenn der Verfasser außer den von ihm beschriebenen noch „sonstige" Degenerationserscheinungen sucht, so ist schwer zu verstehen, welcher Art die noch sein sollten. Der einzige Unterschied zwischen den Befunden bei Petromyzon und denen beim Kaninchen liegt in der schnellen Vergänglichkeit dort und in dem langen Bestande des Epithels hier. Dies aber kann sehr wohl durch die völlig abweichenden Lebensbedingungen uns verständlich er-

scheinen, unter denen das zum Untergang bestimmte Follikelepithel bei Fischen und bei Säugern steht. Dort ist der Follikel allerdings von einem reichen Kapillarnetz umgeben (cf. Fig. 7, auch bei OWSJANNIKOW), indes fehlt nach der Ausstoßung des Eies jeder, eine stärkere Gefäßentwickelung bedingende Reiz, wodurch die Zellen außer der trophischen Störung, in der sie sich bereits befinden, noch von ihrer bisherigen Nahrungsquelle abgeschnitten werden. Anders bei den Follikelresten der Säuger, wo durch das sich im Uterus festsetzende Ei gerade im Gegenteil eine ungeheuere Welle von Blut den Geschlechtsorganen zugeführt wird, die gleichzeitig Uterusschleimhaut und Corpus luteum ernährt und auch für die Kapillarentwickelung im Corpus luteum verantwortlich gemacht werden könnte. Wenn also auch dem Epithel eine viel größere Bedeutung für den Aufbau des Corpus luteum der Säuger zuzukommen scheint, so ist es doch besser, sich den kausalen Zusammenhang in dieser logischen Form vorzustellen, als den bereits längst zum Untergang bestimmten Zellen die mystische Rolle einer Sekretion fettartiger Tröpfchen in eigens zu diesem Zwecke gebildete Kapillaren zuzuschreiben. Es würde übrigens weiter zur Klärung unserer Vorstellungen beitragen, wenn wir berücksichtigten, daß das Corpus luteum der laichablegenden Tiere nur homolog einem Corpus luteum spurium der Säugetiere ist[1]).

Einer anderen Bemerkung von COHN gegenüber habe ich mich in persönlichem Sinne zu äußern. Er führt nämlich zum Beweis der sekretorischen Tätigkeit der Epithelzellen die überaus feine Verteilung des Chromatins in ihren Kernen an und bezieht sich auf Arbeiten von BORN, RÜCKERT und PETER, nach denen dieser Zustand feinster Chromatinverteilung in Beziehung zu sekretorischer Funktion der Zellen stehe. Da COHNS Arbeit im April 1903 abgeschlossen ist, so hätten meine beiden Arbeiten (1902), die sich gerade ganz ausführlich mit dieser Frage beschäftigen, wohl berücksichtigt werden müssen. Es hätte sich dann wohl auch Gelegenheit geboten, zu prüfen, ob nicht, wie ich meine, die Kernveränderungen gerade im Gegenteil die Folge der gestörten Ernährungsverhältnisse seien, anstatt die Ursache der hypothetischen „Sekretbildung“ darzustellen.

---

1) Zur Entscheidung der von BORN angeregten Frage scheint es mir unerläßlich zu sein, das Corpus luteum der chorionlosen Mammalia (Ornithorhynchus, Marsupialier) zu untersuchen, bei denen nach der BORNschen Theorie eine nennenswerte Beteiligung des Epithels nicht zu erwarten wäre.

Kapitel III.

Das Keimbläschen.

Die Schilderung des Eileibes und seiner Hüllen mußte ausführlicher gehalten sein, da sie uns einige anscheinend nicht unwichtige Verhältnisse kennen lehren sollte. Die Geschichte des Keimbläschens, deren ich bereits an anderer Stelle Erwähnung getan habe, wird viel kürzer behandelt werden können. Daß ich gerade ihretwegen mit bestimmten Vermutungen an die Untersuchung des Neunaugeneies heranging, habe ich in der Einleitung bemerkt. Es zeigt sich, daß die Veränderungen im Keimbläschen im Verhältnis zu den großen Revolutionen im Eileib höchst einfach sind, gerade deshalb aber vielleicht unser Interesse in mancher Hinsicht beanspruchen.

Ich beginne mit der Schilderung ganz junger Eier, die sich an die Vermehrungsperiode der Eier unmittelbar anschließen. Die fünf in Fig. 14 abgebildeten Eier sind durch Druck leicht aneinander gepreßt. Das jüngste ist das rechts unten gelegene, dessen Cytoplasma noch hell ist und dessen Kern das Innere der Zelle fast ganz einnimmt. Der Kern zeigt sich erfüllt von einem Fadenwerk, das sich mit Kernfarbstoffen stark färbt. Einzelne Chromatinkörperchen liegen isoliert an den Gerüstfäden oder mehr zum Rande hin. Die Peripherie ist von einer scheinbar aus einzelnen Körnchen und Fädchen zusammengesetzten stark färbbaren Membran umgeben. Aeltere Stadien sind durch die 3 größeren Eier repräsentiert; sie zeigen das Fadenwerk sehr viel lockerer, so daß auf einem so dünnen Schnitte wie dem abgebildeten, z. B. links unten, der Inhalt des Keimbläschens hohl erscheint. Auf Schnitten, die mehr getroffen haben, sieht man nun aber schon einen sehr großen Nucleolus im Inneren differenziert, noch deutlich im Zusammenhang mit dem chromatischen Netz. Andererseits haben sich der deutlich färbbaren Kernmembran äußerst regelmäßig kleine chromatische Kügelchen angelagert.

Bei gleicher Vergrößerung sind die Eier in Fig. 15 und 16 gezeichnet, die somit einen direkten Vergleich der Größenverhältnisse zulassen. Sie entstammen einem jüngeren Tier, dessen Ovarium Eier durchweg vom Bilde der Fig. 16 enthielt. Das kleinere Ei fand sich zufällig noch dazwischen vor. Bei diesem (Fig. 15) sehen wir nun den ersten färberischen Unterschied in den Kernsubstanzen, der aber nur bei Anwendung bestimmter

Färbungen hervortritt. Es behält nur der große Nucleolus und einige zerstreute, sowie der Peripherie angelagerte Körnchen die starke Affinität zum Hämatoxylin nach der Beize mit Eisenoxydammonium. Das feine Netz entfärbt sich schneller und nimmt dann leicht einen Plasmafarbstoff an. Färbt man aber z. B. mit Hämalaun und Hämatoxylin progressiv, so tritt hier ein solcher Unterschied noch nicht hervor. In Fig. 16 ist die Veränderung noch deutlicher geworden.

Das in Fig. 17 abgebildete Ei ist nun statt bei 800-facher nur bei 360-facher Vergrößerung gezeichnet. Hieraus wird man die Dimensionen ermessen können, was zur Beurteilung des Verteilungszustandes des feinen chromatischen Netzes von Wichtigkeit ist. Man wird, wenn man sich den Kern der Fig. 17 noch um etwas mehr als die Hälfte vergrößert denkt, sehen, daß die Verteilung noch viel feiner geworden ist als in Fig. 16. Unsere Aufmerksamkeit fesselt der ungeheuere Nucleolus, dessen Dimensionen im Verhältnis zur früheren Größe die Fig. 18 ausdrückt. Um den dritten Teil vergrößert sind sie direkt mit dem in Fig. 16 gezeichneten vergleichbar. Der Nucleolus ist von sehr kompliziertem Bau. Meist umgibt ihn eine Kappe von stark färbbarer chromatischer Substanz, die ihrerseits wieder von größeren und kleineren Substanztropfen erfüllt ist. Der Rest seiner Masse besteht meist aus anders färbbarer Masse, die gewöhnlich an einer Stelle mehr oder minder breit nach dem Karyoplasma hin offen steht (z. B. Fig. $18c_1$ und c_2, wo ein Nucleolus bei verschiedener Einstellung gezeichnet ist). Die Färbung des ganzen Keimbläschens fällt ähnlich aus, wie bereits bei den vorigen Figuren bemerkt. Indes darf das nicht etwa als eine „mikrochemische Reaktion“ betrachtet werden, denn man kann die Substanzen je nach Regelung der Differenzierung bald ganz schwarz, bald ganz rosa färben. So sind z. B. die peripherischen Körnchen in Fig. 17 mit deutlichen Uebergangs- und Mischtönen gefärbt. Ich wollte aber einen reinen Chromatinstoff wirken lassen und benutzte dazu das Thionin. Da lieferte die Färbung in der Tat den Nachweis, daß zwei chemisch verschiedene chromatische Substanzen im Keimbläschen vorhanden sind. Die eine (Basochromatin) liegt jetzt nur noch in bestimmten Wandbestandteilen des Nucleolus, sowie in einigen durch den Kern zerstreuten und zum Teil an der Peripherie gelagerten Körnchen. Die zweite (Oxychromatin-Substanz, „Nucleolarsubstanz“ im Sinne R. Hertwigs [1902]) bildet den Inhalt der Räume des Nucleolus, ist fein im Keimbläschen verteilt und findet sich entweder als einziger

Bestandteil gewisser peripherischer Körnchen oder als Grundlage der anderen peripherischen, von basichromatischer Substanz gebildeten Körnchen.

Bei Anwendung der Berlinerblaureaktion von LIST mit nachfolgender Karminfärbung habe ich nur Einschlüsse des Nucleolus blau gefärbt erhalten, das feine Gerüst und die äußeren Schichten des Nucleolus dagegen rot.

Die bisher beschriebenen Veränderungen haben sich in der ersten Zeit der Eireifung vollzogen. Das Keimbläschen ist noch immer rund, aber relativ bereits ziemlich stark exzentrisch. Um die sonstigen Zustände des Eies hier nochmals ins Gedächtnis zu rufen, so sei daran erinnert, daß die Eier, die den Dotterkern zeigten, demselben Ovarium entnommen waren, wie das in Fig. 16 abgebildete Ei, und daß die starke Dunkelfärbung des Eiplasmas aus Fig. 19 im allgemeinen ungefähr mit dem Eistadium der Fig. 17 zusammenfällt.

Wenn das Ei im ersten Stadium der Dotterbildung steht, liegt das Keimbläschen bereits mehr dem animalen Pol genähert. Bei gut konservierten Eiern ist seine Form stets rund. Umgeben ist es stets von einer deutlichen Kernmembran und schwimmt in einer Hülle dichteren Plasmas, das stets frei von Dotterablagerungen bleibt und später, wie im 1. Kapitel geschildert, in Zusammenhang mit dem Polplasma des Eies tritt. Der Inhalt des Keimbläschens stellt sich uns nun je nach der angewendeten Fixierung (die bisherigen Stadien waren, da sie zugleich anderen Zwecken dienen sollten, mit ZENKERscher Lösung fixiert) charakteristische Abweichungen. Zur Illustrierung mögen die Figg. 6, 7, 8, 20 u. 21 dienen. Die Figg. 7 u. 8 entstammen bereits Eiern nach der Metamorphose, wo die äußere Form des Keimbläschens sich zu ändern beginnt.

Fixiert man mit heißer Chromsäure, so erscheint der Inhalt des Keimbläschens fast homogen. Wenn man nur einen einzelnen Schnitt zu Rate zieht, so möchte man überhaupt das Keimbläschen für leer halten. Indes sieht man auf anderen Schnitten Schnittstücke feiner Fädchen, die offenbar Reste des äußerst fein verteilten oxychromatischen Netzes sind; besonders ist zur Illustrierung dieser Tatsache die Doppelfigur 21 bestimmt. Sie zeigt zwei Schnitte eines Keimbläschens desselben Eies, und zwar aus demselben Ovarium, dem Fig. 7 entnommen worden ist. Desgleichen zeigt Fig. 7 die feinen Fädchen aus einem Schnitt, Fig. 8 kombiniert aus einigen Schnitten. Fixiert man in FLEMMINGscher Lösung, was bei diesen

jungen Eiern noch gute Resultate gibt, so sieht man das Keimbläschen (Fig. 6 u. 20) von zahlreichen feinen Fädchen und Körnchen erfüllt. Namentlich habe ich mich bemüht, in Fig. 20 jedes Detail des Keimbläschens absolut genau einzutragen, so daß die Figur als treues Abbild aufzufassen ist, während Fig. 6 mehr den allgemeinen Eindruck bei schwacher Vergrößerung und nur die gröberen Details genau zeigt. Ich fasse Fig. 6 u. 20 nicht als echte Struktur des Keimbläschens auf, sondern wohl zum Teil als Kunstprodukt, als Fällungen, die durch die Wirkung der Flemmingschen Lösung entstanden sind. Andererseits glaube ich nicht, daß das Keimbläschen jetzt schon so leer sei, wie es die Chrompräparate annehmen lassen möchten. Die feineren Strukturen werden hier wohl durch die heiße Chromsäure verdeckt worden sein, wie sich dies auch für das Tritonei hat nachweisen lassen (1902a).

Bei jeder Fixierung aber tritt der ungeheuere Nucleolus zu Tage, der einen ähnlichen Bau zeigt wie früher (Fig. 20; in Fig. 8 ist die Differenzierung nicht so weit geführt worden, in Fig. 21 wurde mit Böhmerschem Hämatoxylin gefärbt, wobei die Differenzierungen niemals so deutlich werden.

Sobald nach der Metamorphose die Bildung des „feinen Dotters“ sich am animalen Pol bemerkbar macht, verändert sich die Form des Keimbläschens, indem es sich an der dem feinen Dotter zugewendeten Seite abplattet (Fig. 7, 8, 9, 10). Noch später bewirkt das Eindringen der Vakuolen und des grobkörnigen Dotters oft einen leichten Eindruck im Centrum dieser abgeplatteten Oberfläche (Fig. 10). Sehe ich zunächst von dem Inneren des Keimbläschens ab, so ist die Reihe der Veränderungen seiner Form bis zur Reife sehr kurz. Es verkleinert sich und steigt — immer an den feinen Dotter geknüpft — zum animalen Pole auf. Fig. 12, die bei derselben Vergrößerung gezeichnet ist wie Fig. 6—11 und Fig. 13, zeigt den Raum, den das geschrumpfte Keimbläschen eingenommen hat, bereits beträchtlich kleiner als früher. Ich habe bei einem anderen Ovarium noch spätere Stadien beobachtet, wo das Keimbläschen noch höher lag und fast stabförmig schmal geworden war (s. oben bei Owsjannikow). Bis zuletzt ist am Keimbläschen eine schließlich sehr dicke Kernmembran zu beobachten, bis zuletzt liegt es auch stets in einer sich allerdings immer mehr verfeinernden Hülle feinen Dotters. (In Fig. 12 ist sie außen am Rande der Schrumpfungshöhle zu sehen.) Der schließliche Schwund des Keimbläschens und das

freie Austreten seines Inhaltes ist von mir ebensowenig wie von einem der früheren Untersucher gesehen worden. Dieser Vorgang muß offenbar sehr schnell erfolgen. Ich fand, wie bemerkt, in einem Ovarium im April alle untersuchten Eier vom Zustande der Fig. 13 und nur einige wenige vom Zustande der Fig. 12. Böhm hat, wie oben ausgeführt, die dotterfreie Stelle in Fig. 13 für den flächenhaft ausgebreiteten Inhalt des Keimbläschens gehalten. Mustert man aber seine Gestalt in Serienschnitten, so ist die Masse viel zu reichlich im Verhältnis zu dem schließlichen Inhalt des Keimbläschens, die Aehnlichkeit der Form aber mit der des „feinen Dotters" zu groß, als daß man sie übersehen könnte.

Mittlerweile hat sich der Inhalt des Keimbläschens wie folgt weiter verändert. Noch in Fig. 9 und 10 sind Spuren des oxychromatischen Faserwerkes erkennbar. In Fig. 11 und 12 dagegen zeigt das Keimbläschen in Chrompräparaten einen völlig homogenen Inhalt; selbst bei Sublimatbehandlung zeigen sich keine fädigen Bildungen mehr. Das Keimbläschen tritt uns bei solchen Präparaten in ganz diffus-feinkörnigem Inhalt entgegen. Die in früheren Stadien noch vorhandenen peripherischen Körnchen sind sämtlich geschwunden. Nur gelegentlich fand ich (Fig. 9) neben dem Nucleolus einige nach Heidenhain-Färbung schwarze Körnchen. All unser Interesse konzentriert sich also immer mehr auf den einzigen riesigen Nucleolus, der von den jüngsten Stadien an durch die Metamorphose hindurch morphologisch wenig verändert, eine Stätte geheimnisvoll unaufhörlich wirkender chemischer Vorgänge, bestehen geblieben ist. Zunächst ist er wenig verändert, und die selbst an einem Chrompräparate (Fig. 9) darstellbare Struktur ist jener obigen Beschreibung noch angepaßt. Später aber wird es schwächer färbbar (Fig. 11). Ja in Fig. 12 ist es zu einem kaum noch Farbe annehmenden hellen Flecken geworden. Dies stimmt also mit Böhms Beobachtungen überein.

Alles bisher Gesagte ist aber nur Vorspiel zu der allerwichtigsten Frage, die sich jedem Leser aufdrängt. In allen sonst bei Wirbeltieren bekannten Fällen bildet sich schließlich wieder, wenn auch nach mannigfachen Umlagerungen, eine Anzahl Chromosomen, aus denen dann die Chromosomen der Richtungsspindel hervorgehen. Hier ist nirgends mehr eine Spur fädiger Kernbestandteile vorhanden. Alles jetzt noch vorhandene Chromatin liegt im Nucleolus. Wie gehen aus diesem Körper die Chromosomen der Richtungsspindel hervor? Noch

niemand hat das gesehen. Ein einziges, leider im übrigen nicht allzuschönes Präparat habe ich erhalten, das wenigstens den Beginn dieser Umbildung zeigt. Es ist das Keimbläschen in Fig. 12, das dicht neben dem nunmehr blassen Nucleolus 2 Gruppen von Körperchen zeigt, die sich sehr dunkel gefärbt haben. Da es sich hier um eine progressive Hämalaunfärbung handelt, so sind Irrtümer über den Grad der Differenzierung und über die Kontraste der Färbung zwischen dem Körperchen und dem Nucleolus absolut ausgeschlossen. Die Körperchen waren gleichsam gelappt, indem das eine 3, das andere 2 Auswüchse erkennen ließ. Auch in dem benachbarten Schnitt fanden sich Fortsetzungen dieser Gebilde.

Aus diesem Befunde entnehme ich, daß ähnlich wie es im vorigen Jahre von Hartmann für das Echinodermenei beschrieben worden ist, die Chromosomen sich von dem Nucleolus lösen und auf die Spindel hinwandern. Mehr läßt sich vorab auch nicht sagen.

Noch einer Tatsache habe ich zu gedenken, die mir Licht auf eine andere Frage zu werfen scheint, die nämlich, wohin denn nun eigentlich die Masse des Karyoplasma gerät? Manche Autoren, z. B. Calberla und Owsjannikow, haben mannigfache „kernartige" Gebilde beschrieben, die im reifen Neunaugenei liegen sollten. Ich habe bei Eiern, deren Keimbläschen nicht mehr nachweisbar war, durchaus regelmäßig Bildungen bemerkt, wie die in Fig. 13 wiedergegebenen. Es handelte sich um helle dotterfreie Bezirke, die sich oft wie eine Bahn bis zum Polplasma hinzogen. Ich glaubte ursprünglich, daß sich in ihnen der Nucleolus noch finden müsse, bin aber davon zurückgekommen, als ich festgestellt hatte, daß der Nucleolus noch bis in viel weiter peripherische Lagen des Keimbläschens mitgenommen wird. Es bleibt mir keine andere Deutung übrig, als die, daß es sich hier um das beim allmählichen Aufsteigen des Keimbläschens abgegebene Karyoplasma handele, das noch eine Zeitlang die Bahn des Keimbläschens bezeichnet. Diese hellen Stellen dürfen nicht mit dem von Boehm beschriebenen „Dotterherd" verwechselt werden, den ich gleichfalls als eine bei reifen Eiern vorkommende fast homogene, dotterfreie Masse im Innern des Eies gefunden habe und deren Bedeutung mir in keiner Weise klar geworden ist. Vielleicht hängt sie mit den Schicksalen des Dotterkernes zusammen.

Somit würden die letzten Stadien des Keimbläschens diejenigen sein, daß es unter allmählicher Abgabe des Karyoplasma an Volumen sich verringert, während der Nucleolus, seine Färbbarkeit

verändernd, die Affinität zu Kernfarbstoffen auf mehrere aus ihm entstehende Chromosomen überträgt. Später löst sich die Kernmembran auf und die Chromosomen werden frei. Ihr Uebergang in die Aequatorialplatte ist noch nicht beobachtet worden. Für die Lage und Form der ersten Richtungsspindel verweise ich auf die Arbeiten von HERFORT.

Wie wir ohne weiteres sehen, weicht der Modus der Eireifung bei Petromyzon prinzipiell von dem bei Amphibien und selbst bei Selachiern und Teleostiern ab. Er steht den bei vielen Wirbellosen beobachteten Vorgängen so nahe, daß man wohl schon hieraus den Einfluß der phyletischen Stellung des Eies wahrnehmen kann. Inzwischen sei der Vorgang selbst, indem ich die stammesgeschichtliche Bedeutung meiner Untersuchungen in einem besonderen Schlußkapitel erörtern werde, jetzt einer kurzen Analyse unterzogen.

Vorausgeschickt sei, wie wir uns nach den neuesten Annahmen den feineren Bau des Keimbläschens vorzustellen haben. Das ursprüngliche Kerngerüst besitzt eine achromatische Grundlage. Diese ist nicht gleichbedeutend mit dem Plastin oder Liningerüst, sondern enthält dieses, überkleidet von einer besonderen chromatischen Substanz, der sogenannten „Nukleolarsubstanz". Diesem solchergestalt aus zwei Substanzen bestehenden achromatischen Gerüst ist die Nucleïnsubstanz angelagert. (Vergl. hierzu die bereits 1902 von mir eingehend benutzte Arbeit von R. HERTWIG 02.)

Bei den Amphibien, deren Eireifungsprozeß wir namentlich durch die Arbeiten von CARNOY und LEBRUN, sowie von FICK [1])

---

1) Es bietet sich mir hier die erwünschte Gelegenheit, einen von mir sehr bedauerten Irrtum in der Benutzung der Literatur ausdrücklich richtig zu stellen. Infolge eines lediglich aus dem Gedächtnis wiedergegebenen Citats aus dem Demonstrationsbericht der Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft in Tübingen hatte ich in meiner Habilitationsschrift p. 2 und p. 44 die Annahme ausgesprochen, daß die Mitteilungen von FICK auf dem Anatomentage nur ein Referat über CARNOYS Untersuchungen an der Hand CARNOYscher Originalpräparate seien. Als ich später bei der Korrektur meines Referates für die „Ergebnisse" die Aufzählung der FICKschen Präparate in dem Demonstrationsbericht von Tübingen nachschlug, bemerkte ich das Versehen und habe die betreffenden Untersuchungen bereits in jenem Referat p. 757 ohne die in der früheren Arbeit gegebene Einschränkung angeführt. Leider ist das

jetzt ziemlich genau kennen, handelt es sich um folgendes: Es wird das achromatische Gerüst sehr fein, so daß es fraglich ist, ob überhaupt noch Nucleïnsubstanz an ihm enthalten ist. Die Nucleïnsubstanz wird ganz oder zum Teil in Nukleolen umgelagert. Die Nukleolarsubstanz ist erstens als Ueberzug des Liningerüstes, sodann als Grundlage der Nucleïnnukleolen, endlich in sogenannten „echten“ oder „Plasma“nukleolen vorhanden. Die Nucleïnnukleolen tragen zur Regeneration der chromatischen Substanz bei und geben ihr Nucleïn später wieder in Form von Fäden an das Kerngerüst ab (cf. „Ergebnisse“, 1902).

Bei Petromyzon besteht Uebereinstimmung anfänglich in der Ausbreitung des achromatischen Gerüstes. Abweichend ist die Aufspeicherung fast sämtlichen Nucleïns in einer einzigen centralen Masse. Die sogenannte Nukleolarsubstanz ist hier wie dort zunächst als Bestandteil des achromatischen Gerüstes zu denken, ferner aber bildet sie wie dort die Grundlage zahlreicher, so hier die Grundlage des einen mächtigen Nucleolus.

Die Auffassung, die rein äußerlich dieser Prozeß durch Carnoy und Lebrun bei den Amphibien gefunden hatte, konnte angegriffen werden, weil hier der Zustand des „achromatischen“ Gerüstes nicht klar analysierbar war. Es konnten die definitiven Fäden niemals ausschließlich auf Nukleolen aus dem Grunde bezogen werden, weil das fädige Gerüst stets nachweisbar war und später wieder deutlich wurde.

Bei Petromyzon kann der Ursprung der späteren Richtungschromosomen aus dem Nucleolus nicht geleugnet werden. Es bietet sich also hier rein äußerlich eine völlige Bestätigung der Lehre von Carnoy und Lebrun, da das achromatische Gerüst hier später nicht mehr in Frage kommt.

Es erscheint aber der Eireifungsmodus im Petromyzontenei als eine Vereinfachung des bei Amphibien beobachteten, indem an Stelle der diffusen Nukleolarbildungen eine einzige Nukleolarbildung vorhanden ist. Lediglich unter Berücksichtigung des mit

---

Versehen dennoch auch noch in einer in kleinem Druck gegebenen Stelle des Referates, nämlich auf p. 773 stehen geblieben, so daß ich an dieser Stelle nachträglich für die Leser jener beiden Arbeiten bemerke, daß die im Jahre 1899 von Prof. Fick in Tübingen gemachten wichtigen Mitteilungen nicht ein Referat sind, sondern die Ergebnisse aus den gleichzeitig demonstrierten Originalpräparaten R. Ficks darstellen.

Kernfarbstoffen färbbaren Gerüstes hätten wir diesen Typus der Eireifung als Synapsistypus von einem Strosistypus zu unterscheiden.

In seinem inneren Wesen aber ist gerade der Modus des Neunaugeneies weit besser geeignet, gegenüber CARNOY und LEBRUNS Schlüssen eine tiefere Erkenntnis dieses Vorganges zu liefern, als das beim Amphibienei möglich war. Immer nämlich unter Voraussetzung, daß das Kerngerüst wirklich gebaut sei, wie oben angegeben, würde allerdings nicht die Form und Zahl der Chromosomen erhalten bleiben, wohl aber die Nukleolarsubstanz, die eben die Rolle eines konservativen Elementes spielt und zugleich die Organisation des Nukleïns leitet. Wenn aus dem Nucleolus sich wieder die normale Zahl der Chromosomen entwickelt, so muß in ihm eben ein Element vorhanden sein, in dem die Bedingungen gerade zu dieser Sonderung des Nukleïns liegen — sowie in einer bestimmten Mutterlauge nur Krystalle eines bestimmten Systems anschießen. Bereits an anderer Stelle habe ich das sehr wichtige Zitat von GIARDINA angeführt, wonach er sich gelegentlich der Ovogenese von Dytiscus wie folgt äußert (01, p. 746):

„Die Konstanz der Chrosomenzahl hängt weder von dem Bestehenbleiben der Chrosomenzahl ab, noch von der Quantität der Chrosomensubstanz, die sich in der Aequatorialplatte verteilt. Sie hängt vielmehr von der Konstanz ab, mit der sich in jeder Mitose gewisse Bedingungen wiederholen, die von jenen ersten beiden unabhängig sind und die für jede Art von Organismen charakteristisch sind."

Fraglich bleibt nun hierbei nur noch, was wir mit dem verschwindenden feinfädigen Gerüst anfangen sollen. Wenn es wirklich noch Nukleolarsubstanz trägt, so wäre es immerhin ein auffälliges Ende für einen so wichtigen Kernbestandteil; indes muß man berücksichtigen, daß die hierin enthaltene Masse gegenüber ihrem Gros im Nucleolus recht gering, daß sie stets zu sog. „Plasmanukleolen" zusammengeballt, im Ueberschuß vorhanden ist, und daß man den Untergang solcher überschüssigen „echten" oder „Plasma"nukleolen schon immer beobachtet hat. Andererseits aber ist es eben sehr fraglich, ob überhaupt noch Nucleolarsubstanz auf dem feinfädigen Gerüste vorhanden ist, oder ob sie nicht schließlich völlig in dem Kernkörper enthalten ist.

Prüfen wir hiernach zum Schlusse noch, inwieweit die Befunde am Neunaugenei meiner früher gegebenen Vorstellung von dem Wesen der Eireifung entspricht. Zunächst wird da, wenn

wir die Dotterbildung bei Petromyzon und bei Tritonen als Ganzes miteinander vergleichen, wohl der Beweis geliefert sein, daß die speziellen Phänomene im Keimbläschen der Tritonen hierbei völlig fehlen können. Die Natur braucht eben keine peripherisch gelagerten Nukleolen, die „besser auf die Dotterbildung einwirken könnten".

Wir erkennen weiter, daß das Lieblingsobjekt der neueren Literatur, das Amphibienei, uns einen bereits sehr modifizierten Eireifungstypus zeigt, während uns sein Wesen bei dem so viel einfacheren Petromyzontenei reiner entgegentritt.

Man muß auf die stammesgeschichtliche Entstehung der Eizellen überhaupt zurückgehen, um zum richtigen Verständnis dieser Phänomen zu gelangen. Wodurch wurde ursprünglich unter den gleichartigen somatischen Zellen einer Volvox eine oder mehrere Zellen zur Eizelle differenziert? Doch nur durch Aufspeicherung von Nährmaterial und Gewährleistung der Ernährung von außen her, so daß die gewebsbildende Tätigkeit der Zelle sistiert, die Folge ihrer Kernteilungen durchbrochen wurde. Das Primäre ist der Reiz, der das Eiplasma von außen trifft. Die Reaktion auf diesen Reiz kann aber sehr mannigfach sein.

Durchaus gemeinsam ist die feine Verteilung des Gerüstes. Sie wäre allein schon dadurch verständlich, daß dieselbe Masse in einem 100-fach größeren Keimbläschen auch sehr viel feiner verteilt sein wird. Aber natürlich muß diese Masse auch an dem Lebensprozeß teilnehmen, muß wachsen und Stoffwechselprodukte abgeben, und das geschieht durch Aufnahme und Abgabe gelöster Stoffe vom Cytoplasma und ins Cytoplasma.

Das Wesentlichste ist die Erhaltung derjenigen Substanzen, an die die Vererbungstendenzen geknüpft sind. Bei Petromyzon sehen wir sie dadurch erfolgen, daß alles Nukleïn von dem achromatischen Gerüst in einen Ort zusammenströmt, um hier nach einer Reihe uns unbekannter Veränderungen nach mehr als 3 Jahren wieder in verjüngter Form zu erstehen. Wir sehen zugleich, daß dieser Typus ein sehr primitiver, schon bei Echinodermen sich findender ist. Meiner Ansicht nach ist dieser Modus angepaßt einer mit geringer Dotterablagerung verbundenen schnellen Eireifung, wie wir sie bei den niedrigsten Metazoen finden, wo die Eizelle sich von dem Zustand der indifferenten somatischen Zelle noch nicht weit entfernt hat. Bei höheren wird der Prozeß diesem primitiven um so ähnlicher bleiben, je langsamer die

Dotterbildung erfolgt, während er um so komplizierter wird, je intensiver die einbrechenden Dottermassen die chemischen Zustände des Eies verändern. Seine größte Komplikation wird er bei solchen Tieren erreichen, die nicht nur sehr dotterreiche Eier, sondern diese auch noch in periodischer Folge zur Reife gelangen lassen.

Ein Stoffwechsel vom Kern zum Ei hin tritt auch beim Neunaugenei in dem Dotterkern zu Tage, der aber niemals durch den Austritt körperlicher Elemente gebildet wurde, wie ja in meiner Abbildung die Kernmembran intakt ist und die kleinen peripherischen chromatischen Massen im Keimbläschen nicht nur dem Dotterkern gegenüber, sondern an allen Seiten der Peripherie liegen. Diese kleinen peripherischen Massen können beim Neunaugenei nur eine sehr geringe Rolle spielen, da sie sich später kaum mehr vorfinden. Soweit sie überhaupt in Betracht kommen, sehe ich sie mit CARNOY und LEBRUN als Elemente an, die von außen Stoffe aufnehmen, um zur Ernährung der Kernbestandteile beizutragen (97, p. 176)[1]).

Kapitel IV.

Ueber die systematische Stellung des Neunaugeneies.

Zu der Frage nach der systematischen Stellung des Neunaugeneies liegen nur zwei jüngst erschienene Arbeiten vor, deren ausführliche Erörterung ich bis zu dieser Stelle unterlassen habe. Es ist die große Untersuchung von DEAN (99) über die erste Entwickelung von Bdellostoma und die Beschreibung des unreifen Eies von Bdellostoma von DOFLEIN (99). Beide gehen von den Verhältnissen des Bdellostomaeies aus und ziehen das Petromyzontenei zum Vergleich heran. Beide kommen zu dem Ergebnis, daß die Eier sehr innig miteinander verwandt sind, nicht nur im ganzen, sondern auch z. B. in der Anordnung der Eihüllen. So sagt DOFLEIN z. B. (p. 349): „Vergleichen wir das Ei der Myxinoiden mit demjenigen der Petromyzonten, so wird sich sofort in den wesentlichsten Punkten eine gewisse Uebereinstimmung feststellen

1) Ich bedauere, daß mir eine Arbeit von MONTGOMERY (1898), die durch eine ungewöhnlich eingehende Aufzählung der Literatur hervorragt, im vorigen Jahre entgangen war; ich hätte ihre Ergebnisse unter denen aufzuzählen gehabt, auf die meine Ansicht von der Rolle der Nukleolarsubstanz sich stützt.

lassen. Der Umriß des Eies ist ebenfalls ellipsoid, der Kern an entsprechender Stelle gelagert, die Schale hat eine ähnliche Struktur und eine entsprechende Mikropyle (!). Die auffallenden Unterschiede: die Größe des Eies, damit im Zusammenhang seine Meroblastie, die Härte der Schale, die Hakenapparate sind alles Erscheinungen, welche sich wohl aus Anpassungen an die verschiedene Lebensweise der Tiere erklären lassen. Jedenfalls ist der Bau der Eier sämtlicher daraufhin untersuchter Cyklostomen näher verwandt, als etwa derjenige der Myxinoideneier mit den ähnlich aussehenden Eiern von Knochenfischen."

Sowohl Dofleins als Deans Vergleichen aber liegt hauptsächlich die alte Untersuchung von Calberla zu Grunde mit ihren Fehlern in den beobachteten und Mängeln in den mannigfachen nicht beobachteten Tatsachen, so daß ich nunmehr auf Grund weiterer Erfahrungen die Homologisierung in vielen Punkten tiefer begründen kann, in einem anderen Punkte indes auch zurückweisen muß. (Eihüllen s. u.)

Halten wir uns zunächst an das junge dotterlose Ei, so fällt die geradezu erstaunliche Aehnlichkeit zwischen den Kernverhältnissen ohne weiteres ins Auge. Dean bildet mehrere Stadien des Keimbläschens von Bdellostoma ab. Auch hier feine Verteilung der achromatischen Masse, auf der zunächst die chromatische in feinen Tröpfchen enthalten ist. Schon zu dieser Zeit ist ein mächtiger Nucleolus vorhanden, dessen Einzahl Doflein ausdrücklich betont. Die Zusammensetzung des ungeheuren Nucleolus entspricht fast völlig der von mir beschriebenen und in den Fig. 18 a, b, c, d abgebildeten. Gegen das Ende der Eireifung bildet er neben einem zweiten achromatischen Gerüst gleichfalls wie bei Petromyzon die einzige Stätte, in der Chromatin enthalten ist. Es bilden also das Neunaugen-, Bdellostoma- und Amphioxusei (Sobotta) hinsichtlich ihres Eireifungstypus eine gegen die Gnathostomen wohlabgegrenzte Gruppe.

Auch während des weiteren Wachstums prägt sich am Neunaugenei durch seine polare Differenzierung eine bei weitem größere Homologie mit dem Bdellostomaei aus, als man erwarten konnte. Beim unreifen Neunaugenei ist animaler und vegetativer Pol nicht nur quantitativ durch die Menge des vorhandenen Dotters unterschieden wie beim Froschei — sondern beide Pole sind auch qualitativ durch ihren ganzen Bau und ihrer Bedeutung für das Leben des Eies voneinander verschieden.

Der vegetative Pol ist der Wachstumspol des Eies.

Hier setzt die Dotterbildung ein, die Follikelzellen sind hier in regster Tätigkeit; sie sind hier schließlich am stärksten in Mitleidenschaft gezogen und demzufolge auch kompensatorisch am größten. Auch die Membrana vitellina (Fig. 6!) ist hier am breitesten. Nach den Seiten hin vermindert sich die Wachstumsenergie, bis sie schließlich am animalen Pol fast gleich Null wird.

Hier aber liegt eine Bildung, die, wie nunmehr wohl klar werden dürfte, lediglich durch die Vergleichung mit einem meroblastischen Ei verständlich wird. Der bereits in früherer Zeit sich auszeichnende und bis zuletzt erkennbare plasmatische Bezirk bleibt stets dotterfrei. Mit feiner Schale umgreift er das Keimbläschen und grenzt außen direkt an die ernährenden Blutkapillaren, während die Follikelzellenschicht hier fast unsichtbar platt bleibt. Dies ist in zweifacher Hinsicht bedeutungsvoll. Erstens und hauptsächlich spielen sich an diesem Polplasma allein nicht nur bei der Befruchtung, sondern auch bei den zwei folgenden ersten Furchungen die Befruchtungs- und Kernteilungsphänomene, begleitet von aktiven Bewegungserscheinungen des Polplasmas, ab (Kupffer). Man muß also sagen, daß dieses Polplasma die Rolle einer Keimscheibe spielt. Zweitens — und das muß mit dem im vorigen Kapitel Ausgeführten in Zusammenhang gesetzt werden — steht das Keimbläschen hier unter höchst günstigen Ernährungsbedingungen; obwohl in einem dotterreichen Ei liegend, ist seine Ernährung doch direkt von außen her augenscheinlich gewährleistet, womit die in der Einleitung ausgesprochene Vermutung bestätigt wird, daß die abweichenden Kernphänomene des Amphibien- und des Neunaugeneies nur der sichtbare Ausdruck eines ganz abweichenden Baues und ganz abweichender Ernährungsverhältnisse seien.

Der animale Pol bietet aber noch eine Eigentümlichkeit dadurch, daß in ihm zeitweilig ein später von Dotter erfüllter und schließlich verschwindender Gang angelegt wird. Der animale Pol bietet in seiner Umhüllung gleichfalls dadurch eind Besonderheit, daß die Zona hier verdünnt ist (Fig. 8). Eine Mikropyle ist zwar nicht nachweisbar, aber es ist möglich, daß die Dimensionen solcher durchgänglichen Stelle im Verhältnis zum ganzen Ei eben nur gerade dieser Verdünnung entsprechen, wenn wir die Abbildung Dofleins von der Mikropyle mit ihren dem Bdellostomaei entsprechenden Dimensionen zu Grunde legen.

Das Bdellostomaei besitzt in seiner Schale eine trichterartige Mikropyle (Dean, p. 239—243, Doflein, p. 347). Die Schale ist

am Pol kuppelartig vorgewölbt. Der Eikörper selbst (Doflein, p. 347) folgt dieser Vorwölbung und „bildet einen scheibenförmigen Wulst, welcher gegen die Mikropyle vorragt. Diese Bildung erweist sich später bei der Furchung der Keimscheibe von Wichtigkeit (!!). Sie besteht aus fein granuliertem Plasma, welches ziemlich scharf gegen die Dottermassen im Inneren des Eies abgesetzt scheint. In ihrem Bereich befindet sich der Eikern, dessen unmittelbare Umgebung noch feiner granuliert ist als das eigentliche Keimscheibenplasma“. Wenn schon diese Beschreibung geradezu für die Verhältnisse des Petromyzonteneies gelten könnte, so hat Dean eine sehr interessante Homologisierung der Schalenverhältnisse vorgenommen, indem er der Ansicht ist, daß die Mikropylenbildung auf einen gemeinsamen Ausgangspunkt an den Eiern der primitiven Chordaten hinweise und daß die Verdünnung am animalen Pol der Zona des Petromyzonteneies gleichfalls von dorther ihren Ursprung genommen habe. Ich glaube, diese Annahme durch Nachweis des zeitweilig angelegten Ganges (Fig. 7—10) noch mehr stützen zu können.

Wie also am Bdellostomaei ein vegetativer und ein „operkularer“ Pol unterschieden wird, so haben wir am Neunaugenei einen vegetativen oder Wachstumspol zu scheiden von dem animalen Pol, der mit besonderen Einrichtungen für die Ernährung des Keimbläschens und die Befruchtung des Eies versehen ist.

Weitere Vergleichspunkte ergeben sich noch, wenn wir den feineren Bau des Eies berücksichtigen. Auch Doflein setzt das Follikelepithel mit der Dotterbildung in Zusammenhang. Stark mit Chromatinfarbstoffen färbbare Massen treten durch die Randschicht des Eies hindurch. Genau wie Petromyzon — und ich freue mich dieser Bestätigung — erfolgt die Bildung der „Dotterkörper“ selbst erst später und zwar in der Nähe von „kugeligen Klumpen, mit zahlreichen Vakuolen erfüllt und elliptischen Scheiben“, die Doflein (p. 342) als Veranschaulichung „der Bildung der Dotterkörper und deren Auflösungsstadien während des Verbrauches auffaßt — was meiner Auffassung ziemlich nahe kommt (s. o.).

Nicht ganz kann ich indes Deans Homologisierung der Zonae beistimmen. Die Zona des Petromyzoneneies stammt vom Ei selbst ab. Ihr würde ich vergleichen die Randschicht des Bdellostomaeies. Die Schale des Bdellostomaeies ist ein Abscheidungsprodukt der Follikelzellen, nachdem diese ihre Rolle bei der Dotterbildung ausgespielt haben.

Hierdurch würde möglicherweise auch die Homologisierung der Mikropylenbildungen in Frage gestellt werden. Man müßte annehmen, daß die hypothetische permeablere Stelle am Pol des Neunaugeneies nur dem Grunde der Mikropyle von Bdellostoma homolog sei. Die Mikropyle selbst wäre hier, wie überhaupt die ganze Schale ein Erzeugnis des Follikelepithels in Anpassung an die besonders lange Embryonalentwickelung der Bdellostomen, die ja unter Fischen ihresgleichen sucht.

Wir können aus all dem nicht nur schließen, daß die Eier der Cyclostomen unter einander enge verwandt sind, sondern können auch ziemlich genau den Gang ihrer Differenzierung auseinander verfolgen. Die Myxinoiden und Petromyzonten müssen von Tieren abstammen, deren Eier nicht sehr dotterreich, holoblastisch und ziemlich hartschalig [1]) waren und für die Befruchtung einen besonderen Apparat am animalen Pol des Eies besaßen. Im Bdellostomaei ist die Dotterbildung soweit vorgerückt, daß die Furchung sich nur auf die Keimscheibe beschränkt. Das Neunaugenei ist ein zwar mit einer Keimscheibe versehenes, indes noch holoblastisches Ei, was darauf hinweist, daß die Petromyzonten den primitiven Cyclostomen viel näher stehend geblieben, vielleicht sogar ihre direkten Nachkommen sind. Der Mikropylenapparat erhält sich bei Bdellostoma völlig, bei Petromyzon ist er zurückgebildet, kommt aber in einem seiner Teile während der Entwickelung des Eies stets noch vorübergehend zur Erscheinung.

Wenn es überhaupt auf Grund der Untersuchung von Eiern statthaft ist, Verwandtschaftsverhältnisse zu verfolgen, so ist aus diesen Beziehungen auf eine engere Verwandtschaft zwischen den beiden Klassen der Cyclostomen zu schließen, denn es erscheint mir unmöglich, diese bis ins Kleinste vorhandenen Homologieen zu leugnen oder lediglich durch Konvergenz zu erklären.

Indes schließt sich hier nun die weitere Frage an, welche Einflüsse die so auffällige Differenzierung des Bdellostomaeies hervorgebracht haben, was zugleich Licht auf das Verhältnis des erwachsenen Petromyzon zu seiner Larvenform werfen könnte. Die junge Neunaugenlarve schlüpft, wenige Tage alt, bereits aus und

1) Allerdings muß beachtet werden, was Doflein über die Konsistenz der Hülle des Bdellostomaeies sagt. Die Hülle ist im Ovarium eine zähe, dicke, gallertige. Erst bei längerem Liegen im Wasser oder unter der Einwirkung von Reagentien wird sie hornartig hart.

vermag sich selbst zu ernähren. Wenn die Bdellostomen kein freilebendes Larvenstadium besäßen, wenn also ihre Jungen erst den vollständigen, zur parasitischen Lebensweise nötigen Apparat ausbilden müßten, so würde die lange Embryonalentwickelung zugleich die kolossale Größe des Eies und seinen Dotterreichtum erklären. Es ist nach DOFLEINS Schilderung wahrscheinlich, daß der Unterschied in dieser Weise stattfindet. Denn DOFLEIN hebt ausdrücklich hervor, daß die Neunaugen ihre Eier völlig sich selbst überlassen, die Myxinoiden indes eine sehr komplizierte Brutpflege besitzen. Es wäre dann — und vielleicht bringen die weiteren Forschungen von DEAN und DOFLEIN hierüber sichere Aufschlüsse — der Dotterreichtum des Myxine- und Bdellostomaeies indirekt eine Anpassung an den Parasitismus des Tieres.

Nun aber folgt logisch daraus folgendes: Wenn etwa Ammocoetes, wie es DOHRN wollte, eine noch weiter degenerierte Petromyzonform wäre, wenn also die jetzigen Petromyzonten von noch stärker parasitischen Tieren abstammten, so müßten ihre Eier die Spuren einstigen stärkeren Dotterreichtums an sich tragen, etwa wie man aus der meroblastischen Furchung des Säugetiereies auf Abstammung von dotterreichen Eiern schließt. Da aber die Furchung des Neunaugeneies nicht nur holoblastisch, sondern auch fast äqual ist, so steht sie darin der von Amphioxus sehr nahe, woraus folgt, daß die Eier der Vorfahren von Petromyzon und auch die Urcyclostomen stets nur eine sehr kurze Embryonalentwickelung besessen haben, woraus die von mir bereits anderweitig geltend gemachte Annahme sich ergibt, daß der Parasitismus der Neunaugen sekundärer Art und die Larve die phyletische Rekapitulation freilebender Cyclostomen ist.

Jena, 1. Oktober 1903.

Literatur.

1862 R. Virchow, Die Cellularpathologie, 3. Aufl.

77 Calberla, Der Befruchtungsvorgang beim Ei von Petromyzon Planeri. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXX.

80 Van Beneden, Recherches sur l'embryologie des Mammifères. Archives de Biologie, T. I.

— — Contribution à la connaissance de l'ovaire des mammifères. Ibid.

82 Scott, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Petromyzonten. Morph. Jahrb., Bd. VII.

83 Van Bambeke, Contribution à l'histoire de la constitution de l'œuf. Archives de Biologie, T. IV.

85 Owsjannikow, Studien über das Ei, hauptsächlich bei Knochenfischen. Mémoire de l'Acad. de St. Pétersbourg, Serie 7, T. XXXIII, No. 4.

87 Böhm, Ueber die Befruchtung des Neunaugeneies. Sitzungsberichte der Bayerischen Akademie, math.-phys. Kl.

88 — Ueber Reifung und Befruchtung des Eies von Petromyzon Planeri. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXII.

90 v. Kupffer, Die Entwicklung von Petromyzon Planeri. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXV.

93 Herfort, Der Reifungsprozeß im Ei von Petromyzon fluviatilis. Anat. Anz., Bd. VIII.

97 Carnoy und Lebrun, La vesicule germinative et les globules polaises chez les Batraciens. La Cellule, T. XII.

98 Milroy, The physical and chemical changes taking place in the ova of certain marine Teleosteans during maturation. 16 annual Report of Fishery Board for Scotland.

— Montgomery, Comparative cytological studies with especial regard to the morphology of the nucleolus. Journal of Morphology, Vol. XV.

99 Dean, On the Embryology of Bdellostoma stouti etc. Festschrift für Kupffer.

— Fick, Mitteilungen über die Eireifung bei Amphibien. Verhandl. d anat. Gesellschaft in Tübingen.

— Gross, Zur Kenntnis des Ovovitellins. Diss. inaug., Straßburg.

— Häcker, Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Jena, Fischer.

1900 Fürbringer, Zur systematischen Stellung der Myxinoiden und zur Frage des alten und des neuen Mundes. Morphol. Jahrb., Bd. XXVIII.

1901 GIARDINA, Origine dell' oocite e delle cellule nutrice nel Dytiscus. Internationale Monatsschrift f. Anatomie und Phys., Bd. XVIII.
— HERFORT, Die Reifung und Befruchtung des Eies von Petromyzon fluviatilis. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LVII.
— LUBOSCH, Einige Mitteilungen über Vorkommen, Fang und Zucht der Neunaugen. Zeitschr. f. Fischerei, 9. Jahrg.
1902 BÜHLER, Rückbildung der Eifollikel bei Wirbeltieren. I. Fische. GEGENBAURS Morphol. Jahrbuch, Bd. XXX, H. 1.
— GIARDINA, Sui primi stadii dell' oogenesi e principalmente sulle fasi di sinapsi. Anat. Anz., Bd. XXI.
— R. HERTWIG, Die Protozoen und die Zelltheorie. Archiv f. Protistenkunde, H. 1.
—a) LUBOSCH, Ueber die Nukleolarsubstanz des reifenden Tritoneneies. Jen. Zeitschrift, N. F. Bd XXX.
—b) — Ueber die Eireifung der Metazoen, insbesondere über die Rolle der Nukleolarsubstanz und die Erscheinungen der Dotterbildung. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgesch., Bd. XI.
1903 F. COHN, Zur Histologie und Histogenese des Corpus luteum und des interstitiellen Ovarialgewebes. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LXII.
— DEWITZ, Was veranlaßt die Spermatozoen in das Ei zu dringen? Archiv f. Anatomie u. Physiologie, Physiol. Abteilung.
— LUBOSCH, Ueber die Geschlechtsdifferenzierung bei Ammocoetes. Verhandl. der anatomischen Gesellschaft in Heidelberg.
— WALDEYER (R. HERTWIG), Die Geschlechtszellen, in O. HERTWIGS Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere.

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Abbildungen wurden bei gleicher Höhe des Zeichentisches mit dem Zeichenapparat von Zeiß hergestellt. Das Mikroskop war auf 160 mm ausgezogen und mit den apochromatischen Objekten 4 mm ap. und 2 mm ap. (Hom. Imm.), sowie den Kompensationsokularen 4 und 6 ausgerüstet. Die dadurch erzielten Vergrößerungen von 1 : 300, 1 : 360, 1 : 600 und 1 : 800 sind bei jeder Figur auf der Tafel selbst vermerkt. Die Figuren 1—5 und 14—23 habe ich selbst, die Figuren 6—13 hat Herr E. A. SCHMIDT, Kunstmaler hierselbst, unter meiner Anleitung hergestellt.

Tafel XXIII.

Fig. 1. Ei aus dem Ovarium eines Petrom. fluviatilis, getötet Mitte Dezember. Heiße Chromsäure. Serie 3 μ. HEIDENHAIN Pikrorubin. Follikelepithel, Theca, Eihüllen. Hom. Imm. 2 mm. Ok. 6.

Fig. 2. Rand eines anderen Eies auf demselben Objektträger, wie Fig. 1. Gleiche Behandlung. Eihaut leicht gedrückt. Hom. Imm. 2 mm. Ok. 6.

Fig. 3. Rand eines Eies aus dem Ovarium von Petrom. fluv., gefangen im Herbst, getötet Anfang März. ZENKERsche Lösung. Serie, 10 μ. HEIDENHAIN Pikrorubin. Obj. 4, Ok. 6. Beginn der Vergrößerung des Follikelepithels.

Fig. 4. Rand eines Eies aus dem Ovarium von Petrom. fluviatilis, gefangen und getötet Anfang Mai. Schwache FLEMMINGsche Lösung. Serie. 5 μ. HEIDENHAIN Pikrorubin. Starke Differenzierung in pikrinsäurehaltigem Alkohol. Obj. 4, Ok. 6. Follikelepithel und Dottervakuolen. S. Text.

Fig. 5. Follikelepithel eines fast reifen Eies von Petrom. fluviatilis, gefangen Ende März, getötet 18. April. (Aus demselben Ovarium stammen die in Fig. 12 und 13 abgebildeten Eier.) GILSONsche Flüssigkeit. Serie 10 μ. Obj. 4, Ok. 6. Hämalaun Pikrorubin. a) Follikelepithel eines im Längsschnitt getroffenen Eies aus dem Bezirk dicht neben dem vegetativen Pol. b) Follikelepithel eines dicht daneben liegenden tangential getroffenen Fies.

Die folgenden 8 Abbildungen dienen vorzugsweise zur Erläuterung der Differenzierungen am animalen Pol des Eies und sind sämtlich bei gleicher Vergrößerung mit Obj. 4, Ok. 4 gezeichnet.

Fig. 6. Ei aus dem Ovarium eines Ammocoetes Planeri von 14,5 cm Länge. Schwache FLEMMINGsche Lösung. Serie 4 μ. HEIDENHAIN Pikrorubin.

Fig. 7. Keimbläschen und animaler Pol eines Eies von Petromyzon Planeri kurz nach der Metamorphose. Heiße Chromsäure-Serie 7 μ. BÖHMERS Hämatoxylin, Orange G.

Fig. 8. Keimbläschen und animaler Pol eines Eies eines etwas älteren Petromyzon Planeri. Heiße Chromsäure. Serie 6 μ. HEIDENHAIN Pikrorubin. Das Bild des Keimbläschens ist aus einigen Schnitten kombiniert.

Fig. 9. Animaler Pol und Keimbläschen eines Eies von Petromyzon fluviatilis, gefangen im Herbst, getötet Mitte Dezember. Heiße Chromsäure. Serie 5 μ. HEIDENHAIN Pikrorubin. Das Bild des Keimbläschens ist aus einigen Schnitten kombiniert. (Aus demselben Ovarium die Eier, denen Fig. 1 und 2 entnommen worden ist.

Fig. 10. Keimbläschen und animaler Pol eines Eies von Petrom. fluv., gefangen im November, getötet Anfang Februar. Heiße Chromsäure. Serie 6 μ. HEIDENHAIN Pikrorubin. Starke Differenzierung in pikrinsäurehaltigem Alkohol.

Fig. 11. Keimbläschen und animaler Pol eines Eies von Petrom. fluviatilis, gefangen im Dezember, getötet im Januar. GILSONsches Gemisch. Serie 10 μ. HANSENS Hämatoxylin. Schrumpfungen!

Fig. 12 und 13. Animaler Pol zweier Eier von Petromyzon fluviatilis, gefangen Ende März, getötet Mitte April. Zenkersche Flüssigkeit. Serie 10 μ. Beide Eier lagen auf demselben Objektträger. Hämalaun Pikrorubin. (cf. Fig. 5.)

Fig. 14. 5 junge Eier Ammocoetes Planeri von 6 cm Länge. Zenkersche Flüssigkeit. Serie durch den dorsalen Teil des Rumpfes, 4 μ. Heidehain Pikrorubin. Hom. Imm. 2 mm, Ok. 6.

Fig. 15. Aus der Keimdrüse eines jüngeren Ammocoetes Planeri von 4,4 cm, dessen Eier aber bereits weiter entwickelt waren. Vorfixiert in 1-proz. Chromsäure, dann Zenkersche Flüssigkeit. Längsschnittserie 10 μ. Heidenhain Pikrorubin. Hom. Imm. 2 mm. Ok. 6.

Fig. 16. Auf demselben Objektträger enthaltenes älteres Ei. — Gleiche Behandlung. Hom. Imm. 2 mm, Ok. 6.

Fig. 17. Aelteres Ei eines Ammocoetes Planeri von 11 cm Länge. Sublimat-Eisessig. Querschnittsserie durch den dorsalen Teil des Rumpfes, 8 μ. Heidenhain Pikrorubin. Obj. 4, Ok. 6. (Cf. Photogramm 21 und 21a auf Taf. V meiner Habilitationsschrift, Jena 1902. Dort ist irrtümlich die Schnittdicke auf 6 μ angegeben.)

Fig. 18. Einige Nucleoli aus Eiern, die mit dem in Fig. 17 abgebildeten demselben Ovarium entstammten. Hom. Imm. 2 mm, Ok. 4.

Fig. 19. 2 Eier aus einer zwittrigen Keimdrüse eines Ammocoetes Planeri von 4 cm Länge. Zenkersche Flüssigkeit. Serie 7 μ. Hämalaun Picrorubin, starke Differenzierung in pikrinsäurehaltigem Alkohol. Hom. Imm. 2 mm, Ok. 4.

Fig. 20. Keimbläschen eines Eies von Ammocoetes Planeri von 14,5 cm. (Aus demselben Ovarium stammt Fig. 5.) Behandlung siehe oben Fig. 6. Obj. 4, Ok. 6.

Fig. 21. 2 Schnitte durch das Keimbläschen eines Eies von Petromyzon Planeri, kurz nach der Metamorphose. (Aus demselben Ovarium stammt Fig. 7.) Behandlung siehe oben Fig. 7. Obj. 4, Ok. 4.

Fig. 22. Dotterkern junger Eier von Ammocoetes Planeri von 4,4 cm Länge. Querschnitte durch den Rumpf desselben Tieres, von dem andere Rumpfteile längsgeschnitten wurden (cf. Fig. 15). Behandlung siehe oben Fig. 15. Serie, 6 μ.

Fig. 23. Dotterkern aus einem älteren Ei eines Ammocoetes vor der Metamorphose (Länge nicht genau bestimmt). Die Figur gibt nur den Bezirk des Dotterkernes wieder. Das Keimbläschen ist nach oben, der vegetative Pol nach abwärts davon zu denken. Das Ei zeigte ein etwas älteres Stadium als das in Fig. 6 abgebildete. Zenkersche Flüssigkeit. Serie 6 μ. Delafields Hämatoxylin 3 Minuten. Obj. 4, Ok. 6.

Ueber die Vorderextremität von Eudyptes chrysocome und deren Entwickelung.

Von

Erich Hillel.

Hierzu Tafel XXIV und XXV.

Unter dem von der deutschen Tiefseeexpedition im Jahre 1898/99 mitgebrachten Material befand sich auch eine größere Anzahl Embryonen von Eudyptes chrysocome, welche während des Aufenthaltes auf den Kerguelen gesammelt worden waren. Sie fanden zu mehrfachen Untersuchungen Verwendung, unter denen ich speziell die von Wohlauer über die Entwickelung der Federn, von Maennich über die Entwickelung der Wirbelsäule und von Lewin über die Entwickelung des Schnabels hervorhebe.

Die vorliegende Untersuchung knüpft an dasselbe Material an und behandelt den Bau und die Entwickelung der Vorderextremität von Eudyptes chrysocome.

Die mir von Herr Professor Chun freundlichst zu Verfügung gestellten Objekte umfaßten einen ausgewachsenen Pinguin von etwa $^1/_2$ m Länge, sowie die Vorderextremitäten von 7 Embryonen, welche sämtlich der mittleren Entwickelungsstufe angehörten. Ueber die Art der Konservierung der Embryonen wurde bereits in der Arbeit von Maennich berichtet. Ich erhielt die Flügel teils schon als Serien geschnitten, teils in Paraffin eingebettet. Von letzteren fertigte ich hauptsächlich Längs- und Querschnittserien in einer Stärke von 10—15 μ an. Ferner hatte Herr Professor Fraisse in Jena die Güte, mir eine demselben Material entnommene, bereits geschnittene Vorderextremität von Eudyptes chrysocome für meine Untersuchungen zur Verfügung zu stellen. Die Größenmaße der Embryonen, von denen die Extremitäten entnommen sind, sind von Lewin und Maennich angegeben worden. Ich beschränke mich daher darauf, die Flügellänge der von mir untersuchten Stadien, vom Caput humeri bis zur Spitze des letzten Phalangengliedes gemessen zu zitieren.

Die Flügellänge betrug bei:

Stadium	I	1,3 cm
„	II	1,5 „
„	III	1,8 „
„	IV	2,1 „
„	V	2,3 „
„	VI	2,5 „
„	VII	3,0 „

An dem ausgewachsenen Pinguin präparierte ich die Muskeln des Schultergürtels und der Vorderextremität und legte die betreffenden Skelettteile frei.

Literatur.

Obwohl die Literatur über das Skelett und die Muskulatur der Vorderextremität der Vögel sehr reich ist, so finden sich bei den älteren Autoren über die Sphenisciden nur spärliche Angaben. Die meisten bedeutsamen Werke sind bereits in der Arbeit von Maennich aufgezählt worden; ich habe daher hier nur wenig hinzuzufügen.

Die ersten Angaben über die Muskulatur fänd ich im „System der vergleichenden Anatomie“ von Meckel (1828) unter dem Titel „Muskeln der Vögel“. Hier finden sich bei jeder der aufgezählten Muskeln Angaben über die betreffenden Muskeln der Pinguine.

Ausführlicher sind dieselben bereits in der Arbeit von C. G. Schoepss behandelt, welche 1829 in Meckels Archiv für Anatomie und Physiologie veröffentlicht wurde. Die Muskeln der Vorderextremität und des Schultergürtels sind von Schoepss sehr genau beschrieben und durch 2 anschauliche Figuren klargelegt.

Das 1835 erschienene Werk von Reid „Anatomical description of the patagonical Pinguin“ enthält nur eine ganz kurze topographische Beschreibung der Flügelmuskeln.

Im Jahre 1840 veröffentlichte Brandt in „Mémoires de l'académie d. Sciences de St. Pétersbourg“ eine Arbeit, in welcher hauptsächlich die allgemeinen Merkmale der Sphenisciden erörtert werden, und welche auch eine Abbildung der Vorderextremität von Eudyptes patagonicus enthält.

Eine ausführliche makroskopische Beschreibung der Vorderextremität von Eudyptes chrysolophus enthält die 1877 erschienene

Arbeit von GERVAIS und ALIX. Die beiden zugehörigen Abbildungen lassen jedoch an Genauigkeit zu wünschen übrig.

Eine kürzere Beschreibung des Skelettes und der Muskulatur der Vorderextremität findet sich in der Schrift von FILHOL „Observations rélatives aux caractères ostéologiques d'Eudyptes et de Spheniscus“ (1882).

Am eingehendsten ist die Vorderextremität von WATSON in „Report of the voyage S. M. S. Challenger“ beschrieben (1883). Für die einzelnen Skelettteile gab WATSON bestimmte Maße bei fast allen Pinguinarten an. Die Muskulatur der Vorderextremität ist genau dargestellt und auf die Muskeln anderer Vögel zurückgeführt.

In dem großen Werke FÜRBRINGERS (1888) über die Schulter und die proximale Flügelregion der Vögel sind die Spheniscideu (Spheniscus demersus) bei der speziellen Beschreibung der Muskulatur, sowie auch in den Tabellen über den Skelettbau, eingehend berücksichtigtigt.

Die ersten entwickelungsgeschichtlichen Angaben über die Pinguine machte STUDER in dem Berichte über die Forschungsreise S. M. S. „Gazelle“ (1889). Nach ausführlichen biologischen Erörterungen gibt STUDER eine kurze Beschreibung der Entwickelung einiger Pinguinarten. Da jedoch die ihm zur Verfügung stehenden Embryonen schlecht konserviert waren und auch nur makroskopisch untersucht werden konnten, so fielen die Resultate sehr ungenau aus, weshalb diese Untersuchungen keinen Schluß auf die Abstammung der Pinguine zuließen.

Die letzte bedeutungsvolle Arbeit, welche die Pinguine speziell behandelt, ist die von M. v. MENZBIER, welche 1887 im Bulletin de Moscou in deutscher Uebersetzung erschien unter dem Titel „Vergleichende Osteologie der Pinguine in Anwendung zur Haupteinteilung dev Vögel“. Diese Arbeit war für mich insofern von großer Bedeutung, als sich hier der Verfasser neben einer ausführlichen Beschreibung der Osteologie verschiedener Pinguinarten als Hauptaufgabe eine Entscheidung über die Stellung der Pinguine im System der Vögel gestellt hat. Ich werde auf diese Arbeit später noch zurückzukommen haben.

Bevor ich auf meine Hauptaufgabe, die Entwickelung der Vorderextremität, eingehe, werde ich erst die Knochen und Muskeln des Schultergürtels und der Vorderextremität beim ausgewachsenen Vogel näher beschreiben.

Das Skelett.

Der Schultergürtel.

Von den 3 Knochen des Schultergürtels ist das Coracoid (Fig. 2 und 3) der kräftigste. Infolge seiner Einkeilung zwischen Sternum und die anderen beiden Schulterknochen gibt es dem ganzen Brustgürtel den beim Schwimmen sehr nötigen Halt. Die basalen Enden der beiden Coracoide sind nur wenig von einander entfernt. Der Winkel den sie beim Ansatz an das Sternum miteinander bilden, beträgt 44°, ein Verhalten, wie wir es im allgemeinen bei den mittleren Fliegern vorfinden. Die äußere ventrale Fläche ist in ihrer ganzen Ausdehnung stark konvex, und zwar erreicht die Wölbung ihre größte Breite am sternalen Ende. Medialwärts besitzt das Coracoid zwei stark ausgebildete Fortsätze, die ineinander übergehen. Der eine von diesen, der Proc. medialis posterior (FÜRBRINGER), von WATSON als Tuberculum beschrieben, befindet sich am basalen Ende, erreicht eine beträchtliche Breite, ist nach innen gerichtet und dient zum Ansatz einiger Fasern des M. supracoracoideus und einiger Verstärkungsfasern des Lig. sterno coracoideum. Der zweite, sich dem vorigen anschließende Fortsatz, der Proc. medialis anterior, ist bedeutend länger als dieser, steht ihm jedoch an Breite etwas nach. Der Fortsatz ist im Verhältnis zum Körper des Coracoids stark abgeplattet und zeigt in seiner oberen Hälfte ein großes ovales Fenster, welches zum Durchtritt des den M. supracoracoideus versorgenden Nerven dient. Dieses Foramen ist beim Pinguin bedeutend größer als bei den meisten anderen Vögeln. An diesem Punkte setzt die Clavicula mit ihrem oberen Ende an. Der eigentliche Körper des Coracoids verjüngt sich proximalwärts und zeigt hier einen sehr stark ausgebildeten Fortsatz, die Spina coracoidea oder Acrocoracoid; derselbe ist in seinem obereren Teile fast rechtwinklig medial abgebogen, auch weist er eine Krümmung nach außen auf. Auf seiner Innenseite besitzt er einen dicken Knorpelüberzug, welcher als Rolle für die Sehne des M. supracoracoideus eine Reibung verhindert. Die kräftige Ausbildung des Acrocoracoids beruht darauf, daß dasselbe zur Anlehnung an die Clavicula dient, welche gemäß ihrer Aufgabe, bei der Ruderbewegung als Steuer zu funktionieren, ein kräftiges Widerlager finden muß. Andererseits ist das Acrocoracoid auch infolge der mächtigen Entfaltung des M. supracoracoideus so be-

deutend entwickelt. Hierin zeigt das Coracoid ein für die Carinaten typisches Verhalten.

Die innere, dem Thorax zugekehrte Fläche ist einfacher als die äußere gestaltet. Sie ist größtenteils plan, nur das untere Drittel ist konkav und besitzt zahlreiche wulstförmige Höcker und Gruben, welche der kräftigen Muskulatur Ansatz gewähren. Ein schmaler Streifen am basalen Ende ist wiederum glatt und dient zur Anheftung des Lig. sterno-coracoideum.

Der mediale Rand des Coracoids, welcher von den beiden medialen Fortsätzen gebildet wird, ist etwas zugeschärft und zeigt zwei schwache Biegungen. Der laterale Rand ist dagegen abgestumpft und beginnt proximal mit einem Vorsprung, welcher an der Bildung der Schultergelenkgrube teilnimmt. Von hier verläuft der Rand fast geradlinig bis zu dem Proc. lateralis nach abwärts. Dieser Fortsatz ist sehr dünn, zeigt einen scharfen, etwas zackigen Rand und dient zum Ansatz einiger Fasern der Mm. pectoralis minor und coracobrachialis. Seine Breite beträgt etwa $^1/_5$ der größten Breite des Coracoids, er ist also relativ klein. Das untere Ende des Coracoids trägt eine als Gelenkfläche ausgebildete Crista, welche keinen Knorpelüberzug besitzt, konvex gestaltet ist und in eine entsprechende Konkavität des Sternums paßt. Die beiden basalen Fortsätze nehmen jedoch nicht an der Bildung der Gelenkfläche teil.

Die Scapula (Fig. 4) ist ebenfalls durch ihre eigenartige Form vor der anderer Vögel ausgezeichnet. Ihre Länge und Dicke ist zwar nicht ungewöhnlich, dagegen übertrifft sie an Breite alle übrigen Vogelgattungen. Das Verhältnis ihrer größten Breite zu ihrer größten Länge beträgt etwa 1 : 3,5. Mit diesem Verhältnis stehen die Sphenisciden, wie aus Tabelle XIII des FÜRBRINGERschen Werkes hervorgeht, einzig da. Dadurch verliert der Knochen seine sonst charakteristische schwertförmige Gestalt. Die Längsachse der Scapula verläuft derjenigen der Wirbelsäule fast parallel; ihr hinteres Ende ist dicht vor dem Vorderende des Os ileum gelegen. Die breiteste Stelle der Scapula befindet sich in der Nähe des hinteren Endes.

Am vorderen Ende ist die Scapula am stärksten, da sie sich hier mit dem Coracoid und der Clavicula verbindet und an der Bildung der Schultergelenkgrube teilnimmt. Das Vorderende besitzt zwei Fortsätze, welche durch eine kleine Incisur voneinander getrennt sind. Der größere von diesen bildet eine Fortsetzung des ventralen Randes, ragt weit über diesen hinaus und zeigt in seiner

Mitte eine kleine Delle, wodurch der Fortsatz nochmals in zwei Teile zerfällt. Der obere kugelige Teil legt sich in eine entsprechende Grube des Coracoids ein, während sich der untere an den lateralen Rand des Coracoids anlegt. Dieser Fortsatz bildet mit dem anliegenden Teile des Coracoids die knöcherne Schultergelenkgrube, an welcher sich die Scapula etwa zu einem Drittel, das Coracoid zu zwei Drittel beteiligt. Der zweite Fortsatz, welcher den gewöhnlich als Acromion aufgefaßten Teil der Scapula darstellt, besitzt auf seiner Außenseite eine rundliche rauhe Fläche, auf welche sich das hintere Ende der Clavicula breit auflegt. Außerdem grenzt das Acromion noch an das obere Ende des Proc. medialis anterior des Coracoids, so daß an dieser Stelle die drei Schulterknochen zusammenstoßen.

Das hintere Ende der Scapula bildet eine geradlinige Fortsetzung des mittleren Teiles; es ist, wie oben erwähnt, sehr breit und außerordentlich dünn. Dadurch kann man bei Eudyptes neben einem dorsalen und ventralen Rande noch einen hinteren Rand an der Scapula unterscheiden, was bei den meisten Vögeln nicht der Fall ist. Dieser hintere Rand bildet mit den beiden anderen Rändern abgerundete Winkel (in der Abbildung von Watson sind diese Winkel etwas zugespitzt). Der dorsale scharfe Rand reicht bedeutend weiter nach hinten als der ventrale Rand und verläuft in einem nach der Wirbelsäule zu konvexem Bogen bis zum vorderen Drittel des Knochens, um hier stumpf zu werden und in einem schwach konkaven Bogen im Acromion zu verstreichen. Der ventrale Rand ist ebenfalls in seinem hinteren Bereiche scharf, mehr nach vorn zu abgestumpft; er verläuft in einem gleichmäßig ventral konkaven Bogen vom hinteren Rande aus zum Vorderende der Scapula. Infolge dieses Verlaufes der Ränder wird die Scapula in ihrem vorderen Drittel bedeutend verschmälert, wodurch eine sehr deutliche Abgrenzung einer Basis scapulae von einem Collum scapulae hervorgerufen wird.

Die Außenfläche zeigt zwei sehr stark ausgebildete Muskellinien in Gestalt von zwei hervorspringenden abgerundeten Leisten. Die eine zieht sich, vom dorsalen Rande aus an der Grenze der Basis scapulae beginnend, schräg proximo-ventralwärts, um am ventralen Rande des Collum zu verstreichen. Mit ihr vereinigt sich eine weiter hinten auf der Basis entspringende Leiste, welche längs des ventralen Randes verläuft. Ferner zeigt die Dorsalfläche im Bereiche der Basis mehrere schwache Eindrücke zum

Ansatz von Muskelfasern. Die Innenfläche der Scapula weist keine Besonderheiten auf, da sie vollkommen eben ist.

Die größte Breite der Scapula wird von WATSON für Eudyptes chrysocome auf 2,9 cm angegeben. Bei dem von mir untersuchten Exemplare betrug die größte Breite 3,3 cm.

An der Clavicula (Fig. 5) kann man einen subcoracoidalen, einen acrocoracoidalen und einen stark ausgebildeten supracoracoidalen Abschnitt unterscheiden. Die Clavicula ist mit Coracoid und Scapula fest verbunden, indem sie sich an das Acrocoracoid und Acromion direkt anlehnt. Der Abstand von dem Proc. lateralis anterior des Coracoids beträgt etwa 0,2 cm. Das distale, sich mit der gegenüberliegenden Clavicula zur Furcula vereinigende Ende ist von der Crista sterni sehr weit, nach meinem Befunde 1,7 cm entfernt. Im allgemeinen besitzt die Clavicula die Eigenschaften, welche für die guten Flieger charakteristisch sind. Die Spannung der Furcula ist eine relativ hohe, wie aus FÜRBRINGERS Tabelle XVII hervorgeht. Die Vereinigung beider Claviculae zur Furcula geschieht in einem abgerundeten Winkel, so daß die Furcula keine V-förmige, sondern eine mehr parabolische Gestalt erhält. Die Frontalkrümmung der Clavicula ist sehr undeutlich, indem sich im subcoracoidalen Teile eine schwache median konkave, im supracoracoidalen Teile eine median konvexe Krümmung geltend macht, so daß eine, wenn auch nur sehr wenig angedeutete S-förmige Biegung entsteht. Sehr stark ist dagegen die Sagittalkrümmung, da der supracoracoidale Teil in einem Winkel von etwa 120° abgebogen ist. Durch diese starke Krümmung wird der coracoclaviculare Zwischenraum und damit die Membrana sternocoracoclavicularis bedeutend vergrößert, was wiederum mit der starken Entwickelung des M. supracoracoideus zusammenhängt. Endlich tritt die für die Carinaten charakteristische seitliche Kompression der Clavicula hier in hohem Maße hervor, sie ist so stark, daß die Claviculae noch als Kiele wirken können und gewissermaßen die gegabelte Fortsetzung des Brustbeinkieles bilden. Dadurch erhält die Clavicula nach Trennung von den übrigen Schulterknochen etwa die Form einer Sense, wobei der subcoracoidale Teil den Sensenbogen, der supracoracoidale einen Teil des Stieles darstellt.

Infolge ihrer seitlichen Kompression kann man an der Clavicula von Eudyptes zwei deutliche Flächen, eine coracopectorale und eine cervicale unterscheiden. Die erstere lehnt sich in ihrem acrocoracoidalen Teile an das Acrocoracoid an; die Verbindungs-

stelle ist rauh, etwas konkav, zeigt keinen Knorpelüberzug und liegt unmittelbar hinter einem starken Vorsprung, welcher die höchste Stelle der Clavicula und gewissermaßen eine Fortsetzung des Acrocoracoids bildet. Der Vorsprung ist rauh und dient zum Ansatz des Tensor patagii longus. Unterhalb dieses Vorsprunges ist die coracopectorale Fläche zum Ansatz des großen Brustmuskels ausgehöhlt. In ihrem distalen Teile wird die Clavicula bedeutend schmäler, und die oben abgeplattete Form geht nach unten allmählich in eine ungefähr dreiseitige über. Nach FÜRBRINGER soll die Clavicula an ihrem distalen Ende rund sein. Im supracoracoidalen Teile ist die Innenfläche vollkommen glatt und beteiligt sich an der Bildung des Foramen triosseum. Nur an ihrem proximalen Ende, welches sich etwas verjüngt, weist sie eine Rauhigkeit auf, mit der sie sich an das Acromion der Scapula anlegt.

Die cervikale Fläche ist beinahe ganz glatt, nur der acrocoracoidale Teil besitzt eine starke Vertiefung, an der sich Fasern der axialen Halsmuskulatur ansetzen.

Die Verbindung der beiden Claviculae zur Furcula geschieht durch einen starken, im rechten Winkel zur Clavicula abgebogenen Proc. interclavicularis. Diese Verbindungsbrücke liegt genau in der Frontalebene des Körpers, sie ist weder dorsalwärts, noch ventralwärts gerichtet; an ihr setzt das Lig. cristo-claviculare an.

Nach WATSON soll die Verbindung der beiden Claviculae in einem scharfen Winkel erfolgen.

Von Interesse dürften noch die Verbindungen der Schulterknochen untereinander sein. Das Coracoid ist mit der Scapula zur Bildung der Schultergelenkgrube durch eine Symphysis vereinigt, wie dies bei allen Carinaten vorkommt. Die Beweglichkeit zwischen beiden Knochen ist eine relativ ausgiebige, das Maximum beträgt etwa 30°. Im Ruhezustande beträgt der coracoscapulare Winkel 60°, Maße, welche den besseren Fliegern zukommen.

Die Clavicula verbindet sich, wie bereits erwähnt wurde, mit dem Acrocoracoid, der Scapula und dem Proc. lateralis anterior des Coracoids. Die Verbindung mit dem Acrocoracoid ist eine Gelenkverbindung, welche jedoch nur eine sehr geringe Beweglichkeit zuläßt. Das Ligament, welches die Clavicula mit dem Acrocoracoid vereinigt, wird durch Fasern, welche vom oberen Rande des ganzen supracoracoidalen Teiles entspringen, erheblich verbreitert. Dadurch wird das sehr große Foramen triosseum in seiner Weite bedeutend reduziert. Die Vereinigung der Clavicula

mit dem Acromion der Scapula ist wiederum eine Symphyse. Das verbindende Ligament ist sehr kurz; etwas länger ist dasjenige, welches das hintere Ende der Clavicula mit dem Proc. lateralis anterior des Coracoids vereinigt, da hier beide Knochen ein wenig voneinander abstehen. Die Verbindung des distalen Endes des Coracoids mit dem Sternum ist ebenfalls gelenkig und gestattet eine ausgiebige Dorsal- und Ventralbewegung, dagegen nur geringe seitliche Verschiebung. Besonders hervorzuheben sind an diesem Gelenke die sehr starke Gelenkkapsel und die kräftigen, median miteinander verflochtenen inneren Verstärkungsbänder.

Die Schultergelenkgrube stellt eine längliche Einsenkung dar, deren Längsachse mit derjenigen der Scapula zusammenfällt. Ihr Längsdurchmesser ist weit stärker konkav als ihr Querdurchmesser. Sie ist mit einem starken Ueberzuge von Faserknorpel bedeckt, welcher an beiden Seiten der Grube in zwei scharfrandigen Wülsten endet, dem Labrum glenoidale scapulare und coracoideum. Nach oben und unten verflacht sich der Knorpelüberzug ohne Wulstbildung. Er setzt sich, an Dicke abnehmend, nach dem Acrocoracoid zu fort und bedeckt den ganzen dorsalen Teil desselben, um hier ein elastisches Widerlager für die Sehne des M. supracoracoideus zu bilden. Die Längsachse der Gelenkgrube ist relativ sehr kurz, sie beträgt nach meiner Messung nur $^1/_7$ der Länge des Coracoids, was wir sonst nur bei schlechten Fliegern vorfinden. Diese Verkürzung ist wahrscheinlich eine Folge der eigenartigen Schraubenbewegung der Vorderextremität, da eine große Gelenkgrube den Humeruskopf nicht genügend fixieren würde.

Der Schultergürtel von Eudyptes, in toto betrachtet, bildet demnach ein sehr kräftiges, widerstandsfähiges Gerüst, welches sich im Verhältnis zu anderen Vögeln durch seine bedeutende Breite und geringe Länge auszeichnet. Ferner sind die Muskelfortsäte und Leisten an allen 3 Knochen ungewöhnlich stark ausgebildet. Alle diese Eigenschaften sind wohl darauf zurückzuführen, daß für die Bewegung im Wasser eine stärkere Schultermuskulatur und damit auch ein kräftiger entwickeltes Knochengerüst als bei der Bewegung in der Luft erforderlich ist.

Aus diesem Grunde mögen sich auch die etwas reptilienähnlichen Charaktere des Schultergürtels, welcher in gewisser Hinsicht an den der Krokodile und Schildkröten erinnert, herausgebildet haben.

Der Flügel.

Der **Humerus** (Fig. 6 u. 7 H) zeichnet sich, wie sämtliche Knochen der Vorderextremität, besonders durch seine kurze und abgeplattete Form aus. Diese Abplattung betrifft jedoch nicht den Humerus in seiner ganzen Ausdehnung, da das proximale Ende seine charakteristische kolbige Form beibehält. Dies bewirken die zahlreich hier ansetzenden starken Muskeln, welche durch ihren peripheren Zug eine Abplattung verhindern. Der Humerus weist nur eine geringe medio-laterale Krümmung auf, indem der radiale Rand schwach konvex, der ulnare ein wenig konkav geformt ist. Eine Dorsoventralkrümmung findet sich nur im proximalen Abschnitte und fehlt im distalen. Der Grund hierfür dürfte wohl ebenfalls darin zu suchen sein, daß die am distalen Abschnitte ansetzende Muskulatur zu schwach ist, um eine Krümmung dieses Teiles herbeiführen zu können.

Der Gelenkkopf des Humerus hat eine annähernd ellipsoide Gestalt, ist jedoch medial beträchtlich breiter als lateral und hängt außen etwas über die Schultergelenkgrube heraus. Er liegt mit dem Mittelstück des Humerus nicht in einer Ebene, sondern ist von diesem in einem Winkel von etwa 30° nach innen abgebogen. Seine Längsachse steht im rechten Winkel zu der des Humerus und ist ungefähr doppelt so lang wie die Querachse. Der Gelenkkopf liegt so in der Gelenkgrube, daß seine kurze Achse der Längsachse der Pfanne entspricht. Die Gelenkfläche weist nur einen sehr dünnen Ueberzug von hyalinem Knorpel auf ohne Einlagerung von elastischen Elementen, wie sie in der Gelenkpfanne vorkommen. Der Gelenkkopf ist auf der Innenseite und medialwärts sehr scharf durch eine Rinne, die Incisura collaris, vom Körper des Humerus abgegrenzt.

Lateral vom Caput humeri findet sich, nur durch eine kleine Vertiefung von diesem geschieden, ein Vorsprung, das Tuberculum laterale, welches nur schwach ausgebildet ist und ohne Abgrenzung in eine längs des lateralen Randes verlaufende Leiste, die Crista lateralis, übergeht. Dieselbe beträgt etwa $^{3}/_{10}$ der gesamten Humeruslänge. Die Crista lateralis, deren freier Rand nach innen gerichtet ist, zeigt in ihrer ganzen Ausdehnung eine gleichmäßige Stärke und Höhe. Von dem Humerusschafte ist sie medial durch eine ziemlich tiefe Grube getrennt, während sie distalwärts ohne scharfe Abgrenzung in den medialen Rand des Humerus übergeht. Medial vom Gelenkkopf trifft man auf den stark ausgebildeten

Proc. medialis, welcher durch die Incisura collaris von dem Gelenkkopfe getrennt ist. Derselbe besitzt zwei kleine Hervorragungen, die Tubercula medialia, hinter welchen sich eine große Grube, die enorm entwickelte Fossa pneumatica findet. Die Ränder der Grube sind zugeschärft und dadurch, daß die Grube sich nach innen noch mehr erweitert, erscheint dieser Teil des Humerus auf seiner Innenfläche stark aufgetrieben. Die Grube erreicht eine bedeutende Tiefe und erstreckt sich bis in das Caput articulare hinein. Im Inneren erhebt sich an der dem Humeruskörper zugekehrten Wand eine kleine Leiste. Da der Humerus beim Pinguin apneumatisch ist, so hat die Grube hier ihre eigentliche Bedeutung verloren und besitzt keine Foramina pneumatica. Sie dient einem Teile des M. triceps als Ansatzpunkt und wird daher von WATSON als Fossa tricipitalis bezeichnet. Ihre Ränder gehen in zwei schwache abgestumpfte Leisten, die Cristae mediales über. Diese haben die gleiche Länge wie die Crista lateralis, konvergieren distalwärts und verstreichen vereinigt in dem medialen Rande des Humerusschaftes. Die Fläche zwischen Tuberc. mediale und laterale weist auf der Außenseite eine längliche Vertiefung auf, in welcher die starke Sehne des M. supracoracoideus inseriert.

Das Mittelstück des Humerus zeigt keine besonderen Merkmale. Dasselbe ist stark komprimiert, weshalb man an ihm zwei seitliche Ränder unterscheiden kann. Die Außen- und Innenfläche des Mittelstückes sind fast vollkommen glatt, nur die Innenfläche besitzt in ihrem distalen Bereiche eine flache, schräg nach abwärts verlaufende Furche.

Am distalen Abschnitte, besonders an dessen Gelenkflächen, machen sich bereits jene Eigentümlichkeiten geltend, welche auch alle anderen Knochen des Flügels infolge der Umbildung zu einem Ruder betroffen haben. Da die Beweglichkeit der einzelnen Knochen untereinander eine sehr beschränkte ist, so ist auch die Funktion der Gelenke und damit die Ausbildung der Gelenkenden stark reduziert. Daher unterbleibt die für andere Vögel charakteristische Verdickung des unteren Humerusendes, indem der Knochen auch hier seine platte Form bewahrt. Es finden sich zwei schwach konvexe Gelenkflächen, die Trochlea radialis und ulnaris, welche mit Radius und Ulna artikulieren. Sie haben beide annähernd gleiche Größe und sind innen durch eine schmale Furche von einander getrennt, während sie außen ineinander übergehen. Das Ellbogengelenk hat infolge dieser einfachen Form

der Gelenkenden nur die Funktion eines Charnier- und Schiebegelenkes, während die Dreh- und Schraubenbewegung fortfällt.

Proximal von den Gelenkflächen befinden sich besonders auf der Innenseite, einige kleine Erhebungen, die Epicondylen des Humerus, an denen die straffen Bänder des Ellbogengelenkes und einige Streck- und Beugemuskeln des Vorderarmes (Flexor carpi ulnaris und Extensor metacarpi radialis) ansetzen. Der laterale Rand zeigt über dem Gelenkende eine leichte Einsenkung, welche bis zur Trochlea radialis reicht, als Fovea supratrochlearis bezeichnet wird und dem M. brachialis internus zum Ansatz dient. Der mediale Rand ist gegenüber dem lateralen distalwärts weit verlängert und bildet mit der Gelenkfläche einen spitzen Winkel. An dieser Spitze ist der Rand durch zwei starke Furchen, die Sulci supratrochleares anconaei eingekerbt, von denen die äußere tiefer als die innere ist. Sie dienen zur Aufnahme der Sesambeine, und teilweise auch der beiden Endsehnen des M. triceps. Filhol gibt die Länge des Humerus auf 6,5 cm an, während ich nur eine Länge von 6,0 cm feststellen konnte.

Die beiden Vorderarmknochen, Ulna und Radius, sind in demselben Verhältnis wie der Humerus verkürzt, zeigen jedoch ebenfalls eine starke Ausbildung. Besonders ist dies beim Radius der Fall, welcher, sonst meist bedeutend schwächer als die Ulna, dieser an Stärke fast gleichkommt. Sie sind, wie alle Knochen der Extremität, stark abgeplattet, so daß sich ihr Querdurchmesser zum Seitendurchmesser wie 0,4 zu 1,0 verhält. Radius und Ulna liegen mit ihren beiden Enden, jederseits etwa $^1/_7$ ihrer ganzen Länge, einander an. Die Krümmung beider Vorderarmknochen ist nur gering, und zwar ist der Radius sehr schwach nach außen konvex gebogen. Eine Krümmung der Ulna in entgegengesetzter Richtung, welche von Menzbier erwähnt ist, konnte ich nicht bemerken.

Die Ulna (Fig. 6 und 7 U.) hat eine unregelmäßig fünfseitige Form, welche durch die Abplattung des Knochens und die damit zusammenhängende eigentümliche Ausbilduug des Olecranon hervorgerufen wird. An der Gelenkfläche für den Humerus kann man keinen knöchernen Vorsprung wie bei anderen Vögeln erkennen, sondern das proximale Ende ist an dieser Stelle nur ein wenig verdickt. Die Gelenkfläche ist annähernd vierseitig und entsprechend der Trochlea ulnaris des Humerus etwas konkav. Im rechten Winkel zu ihr verläuft am radialen Rande eine schmale, schwach konkave Gelenkfläche, welche mit dem proximalen Teile des Radius artikuliert und mit ihm das für die Vögel

typische Schiebegelenk des Vorderarmes bildet. Das Bewegungsvermögen dieses Gelenkes ist im Verhältnis zu der sonst geringen Beweglichkeit der Flügelknochen ein ausgiebiges. Der mittlere Teil der Ulna verschmälert sich distalwärts beträchtlich. Der dem Radius gegenüberliegende Rand ist abgestumpft, der äußere dagegen ist scharf, da sich hier der Knochen erheblich verdünnt. Dieser verdünnte Teil stellt das Olecranon dar, welches von dem eigentlichen Körper der Ulna durch eine auf der Außenseite des Knochens verlaufende Vertiefung abgegrenzt ist. Dadurch kann man deutlich die länglich dreiseitige Form des Olecranons erkennen, welches $^2/_3$ der Ulnalänge erreicht. Das distale Ende der Ulna besitzt größere Aehnlichkeit mit dem anderer Vögel als das proximale. Es wird durch eine Furche in zwei Gelenkflächen geteilt, von denen die innere radiale kolbig gestaltet ist, während die äußere nur wenig konvex ist. An letztere lehnt sich die konkave Gelenkfläche des Carpale ulnare an, welches sich auch in die Furche zwischen beiden Gelenkflächen hineinlegt. An die andere reicht ein Teil der Gelenkfläche der Metacarpalia, außerdem aber noch ein Teil des Carpale radiale. Die am radialen Rande des proximalen Ulnaendes befindliche Gelenkfläche für den Radius ist nur undeutlich ausgebildet. Die größte Breite der Ulna wird von Watson auf 1,3 cm angegeben; meine Messung ergab dagegen eine größte Breite von 1,6 cm.

Der Radius (Fig. 6 und 7 R) ist etwas schmaler als die Ulna, besitzt aber gleiche Dicke und Länge. Die proximale Gelenkfläche ist derjenigen der Ulna in Form und Größe sehr ähnlich. Der ulnare stumpfe Rand des Radius ist schwach konkav und zeigt an seinem ebenfalls verdickten proximalen Ende eine längliche konvexe Gelenkfläche zur Artikulation mit der Ulna. Am proximalen Ende finden sich auf der Innen- wie auch auf der Außenfläche einige Erhebungen zum Ansatz der Bänder des Ellbogengelenkes. Ferner zeigt der Radius hier eine starke Ausbuchtung in Gestalt eines Viertelkreises, welcher sich in einem scharfen Winkel vom äußeren Rande absetzt. Es ist dies die bei anderen Vögeln nur schwach angedeutete, hier aber sehr stark ausgebildete Impressio brachialis inferioris, die Ansatzstelle für den M. brachialis internus. Der äußere, vollkommen gradlinig verlaufende Rand ist sehr scharf und von dem Körper des Radius durch eine, dem Rande in seiner ganzen Länge parallel verlaufende Furche deutlich abgesetzt; in diese legt sich die Sehne des M. extensor metac. rad. longus hinein. Auf der Außenfläche

des Radius findet sich noch eine schräg verlaufende Furche, für die Sehne des Extensor indicis proprius.

Die distale Gelenkfläche des Radius ist dadurch, daß dieselbe nur mit dem Carpale radiale artikuliert, einfacher als die entsprechende der Ulna gestaltet. Sie ist länglich, nur wenig konvex und besitzt in der Mitte einen kleinen Eindruck. Sie geht nach dem ulnaren Rande zu in eine schmale Gelenkfacette über, welche sich in eine Vertiefung der Ulna einlegt.

Der Carpus, welcher sich, wie bei allen Vögeln, aus zwei Stücken, dem Carpale radiale und ulnare, zusammensetzt, ist als Zwischenstück zwischen Ulna und Radius einerseits und dem Metacarpus andererseits so fest eingeschaltet, daß eine freiere Bewegung dieser Knochen unmöglich wird. Bei dem von mir untersuchten Eudyptes fand ich die beiden Carpalknochen nicht vollkommen voneinander getrennt, sondern beide hingen auf der Außenseite durch eine sehr feine Knochenbrücke zusammen. Nach der Innenfläche zu entfernen sie sich voneinander und fassen den inneren kolbigen Gelenkfortsatz der Ulna zwischen sich. Dieser wichtige Befund, welcher wohl als eine noch weiter gediehene Reduktion der carpalen Elemente zu erklären ist, ist in der Literatur nirgends erwähnt; ich werde hierauf noch später näher einzugehen haben.

Das Carpale radiale (Fig. 6 u. 7 *r*) bildet eine direkte Fortsetzung des Radius, indem es diesem an Breite und Stärke genau gleichkommt. Es verschmälert sich etwas vom radialen nach dem ulnaren Rande zu, läßt also die von Watson angegebene Würfelgestalt vermissen. Man kann drei konkave Gelenkflächen an ihm erkennen; proximal eine stark ausgehöhlte für den Radius, distal eine etwas weniger konkave für den Metacarpus und ulnarwärts eine solche für die Ulna; diese letztere Gelenkfläche, sowie deren Artikulation mit der Ulna ist von Watson nicht erwähnt. An der ulnaren distalen Ecke besitzt das Carpale radiale einen dünnen Fortsatz, durch welchen es mit der nach innen gerichteten Spitze des Carpale ulnare verbunden ist.

Das Carpale ulnare (Fig. 6 u. 7 *u*) hat ungefähr die Form eines Dreiecks, dessen basale Ecken zipfelförmig ausgezogen sind. Die Spitze des Dreiecks ist gegen das Carpale radiale gerichtet, während die Basis ulnarwärts weit über das Niveau der anderen Knochen des Flügels hinausragt. Soweit das Carpale ulnare von der Ulna und dem Metacarpus umgeben ist, besitzt es die gleiche Stärke wie diese Knochen; der frei hinausragende Teil ist jedoch stark verdünnt. An der Spitze sind zwei Gelenkflächen zu er-

kennen, von denen die eine mit der Ulna artikuliert und durch eine vorspringende Kante in zwei Hälften geteilt ist, die andere, gleichfalls unregelmäßig gestaltete, sich an den Metacarpus anlegt. Von den Rändern des Carpale ulnare ist der proximale und ulnare konkav, der distale dagegen etwas vorgewölbt.

Die Metacarpalia bilden bei Eudyptes chrysocome nur ein einziges festes Knochenstück. Auf den ersten Blick erscheint dasselbe nur aus zwei Knochen zusammengesetzt, besteht jedoch aus den bei der Entwickelung noch ausführlich zu beschreibenden Carpalia distalia und den drei Metacarpalia. Die Metacarpalia II und III sind im mittleren Abschnitte durch einen länglichen, schmalen Spalt voneinander getrennt, während das Metacarpale I, wie bereits WATSON und GERVAIS und ALIX berichten, mit dem Metacarpale II vollkommen verwachsen ist. Eine auf der Außenseite, nahe dem radialen Rande schräg bis zur Mitte des Knochens verlaufende Furche deutet noch die ursprüngliche Trennung beider Knochen an. Weitere Anzeichen hierfür fand ich auch auf der Außenseite in Gestalt einiger kleiner punktförmiger Gruben. Das proximale Ende des Metacarpus ist halbkreisförmig und besitzt eine das ganze Ende einnehmende Gelenkfläche, welche mit den beiden Carpalia und der Ulna artikuliert. In ihrem ulnaren Bereiche zeigt die Gelenkfläche eine ziemlich tiefe Längsfurche. An dem proximalen einheitlichen Teile findet sich auf der Innenfläche noch eine starke Einbuchtung, welche die Verwachsungsstelle der bei der Entwickelung noch selbständigen distalen Carpusreihe mit dem Metacarpus andeutet. Die für andere Vögel charakteristische bogenförmige Krümmung der Metacarpalia II und III ist hier gar nicht angedeutet, sondern beide Knochen haben einen geradlinigen Verlauf.

Das verschmolzene Metacarpale I und II (Fig. 6 u. 7 *mc I + II*) hat die dreifache Breite des Metacarpale III. Es zeigt auf seiner Innenseite eine längs des radialen Randes verlaufende Furche zur Aufnahme der Sehne des M. abductor digiti secundi. Der radiale und ulnare Rand sind abgestumpft. Proximal ist eine Trennungsfurche von dem Metacarpale III nicht mehr zu erkennen, dagegen ist am distalen Ende die Trennung durch eine Fissur auf der Außenfläche angedeutet. Die distale konkave Gelenkfläche für die erste Phalanx des zweiten Fingers nimmt nicht die ganze Breite des Knochens ein.

Das Metacarpale III (*mc III*) ist, wie bei allen Vögeln, erheblich schwächer als das zweite und reicht weiter distalwärts als

dieses, zugleich an Breite etwas zunehmend. Es ist vollkommen glatt, seine beiden Ränder sind abgestumpft. Durch den geradlinigen Verlauf des Metacarpale III ist der sonst breite Zwischenraum zwischen beiden Metacarpalia auf einen schmalen Spalt reduziert worden.

Ueber die Phalangen ist wenig zu sagen. Es sind infolge der Verwachsung der Metacarpalia I und II nur 2 Finger ausgebildet. Spuren von Fingergliedern lassen sich am Metacarpale I nicht nachweisen. Da die beiden ausgebildeten Finger von den Metacarpalia II und III getragen werden, so kann man sie auch nur als 2. und 3. Finger auffassen. Die Zahl ihrer Phalangenglieder ist die bei den Vögeln übliche, indem sich der 2. Finger aus zwei, der 3. nur aus einer Phalanx aufbaut. Da die Phalangen ebenfalls stark abgeplattet sind, so ist kein Zwischenraum zwischen dem 2. und 3. Finger vorhanden. Die Grundphalanx des 2. Fingers hat etwa viereckige Gestalt; die beiden anderen Phalangen sind dagegen distal zugespitzt. Die Gelenkflächen sind so geformt, daß die Beweglichkeit der Finger fast ganz aufgehoben wird. Auch sind die Gelenkenden etwas abgeschrägt, so daß der ganze distale Flügelabschnitt ulnarwärts gerichtet wird. Die Flächen der Phalangen zeigen einige kleine Rauhigkeiten zum Ansatz der Streck- und Beugemuskeln der Finger. Die Endphalanx des 2. Fingers ist an ihrem distalen Ende doppelt zugespitzt, so daß sie eine dolchförmige Gestalt erhält. Die Phalanx des 3. Fingers nimmt distalwärts an Breite allmählich ab und endet in einer abgestumpften Spitze. Sie ist etwas länger als die I. Phalanx des 2. Fingers, weshalb ihre Spitze bis an das zweite Drittel der Endphalanx des 2. Fingers reicht. An der Basis zeigt sie am ulnaren Rande einen Vorsprung, welcher von der Gelenkfläche durch einen Einschnitt getrennt ist. Dadurch wird diese Phalanx an ihrer Basis etwas breiter als das distale Ende des III. Metacarpale.

Die Länge der Grundphalanx des 2. Fingers wird von WATSON auf 2,7 cm, die Breite auf 1,3 cm angegeben. Ich fand dagegen nur eine Länge von 2,4 cm und eine Breite von 1 cm.

Der Flügel von Eudyptes chrysocome stellt also, als Ganzes betrachtet, gemäß seiner Aufgabe, als ein Ruder bei der Bewegung im Wasser zu dienen, ein mechanisch einheitliches Gebilde dar. Eine Folge dieser Funktion ist die bedeutende Verkürzung und Verbreiterung sämtlicher Knochen des Flügels. Die Verkürzung ist im Verhältnis zur Körperlänge des Tieres eine sehr beträcht-

liche, indem bei anderen Vögeln (auch Archaeopteryx) die relative Länge des Flügels fast die doppelte ist. Der anatomische Bau aller Knochen zielt darauf hin, den Flügel möglichst unbeweglich zu gestalten. Auch die Form der Gelenke macht die Beweglichkeit der einzelnen Abschnitte des Flügels zu einer äußerst beschränkten. Als eine diesem Zwecke dienende Erscheinung ist auch die beginnende Verschmelzung der beiden Carpalia anzusehen, welche sich sonst bei den Vögeln nie vorfindet.

Wir sehen also aus allen diesen Merkmalen, daß der Flügel einen reduzierten vereinfachten Vogelflügel darstellt. In welcher Weise diese Reduktion zu stande kommt, werde ich bei der Entwickelung noch näher auseinandersetzen.

Die Muskulatur.

Die Schultermuskeln.

Bei der Beschreibung der Muskulatur werde ich nur diejenigen Muskeln berücksichtigen, welche zur Vorderextremität in direkte Beziehung treten und die Bewegung derselben vermitteln.

Die Schultermuskeln erreichen bei Eudyptes, entsprechend der energischen Bewegung der Vorderextremität, eine hohe Ausbildung, ebenso wie wir dies bei den Knochen, an denen sie ansetzen, gesehen haben. Im ventralen Bereiche des Schultergelenkes finden wir, unter der starken Fettschicht gelegen, den M. pectoralis major, welcher an Stärke dem der besten Flieger gleichkommt. Er setzt sich aus mehreren Abschnitten zusammen, von denen der oberste am vorderen Rande der Clavicula und einem Teile der Membrana sterno-coraco-clavicularis ansetzt. Diese Faserzüge, welche teilweise zur Bildung des Tensor patagii longus beitragen, verlaufen nach abwärts. Die von Reid erwähnte Insertion am Coracoid konnte ich nicht auffinden. Der auf diesen folgende Hauptabschnitt des Muskels inseriert an der ganzen Länge des Brustbeinkieles und an der Fascie, welche den Pectoralis major von dem unter ihm liegenden Supracoracoideus trennt; diese Fasern verlaufen zumeist in gerader Richtung nach dem Humerus. Der hinterste Abschnitt entspringt von der hinteren Brustbeinfläche und von der Fascie des Obliquus abdominis. Diese letztere Ursprungsstelle wurde auch von Gervais und Alix beschrieben, von Watson jedoch nicht erwähnt. Die Fasern dieses Abschnittes verlaufen in schräg aufsteigender Richtung und grenzen

dorsalwärts an den M. infraspinatus und an die Serrati an. Sämtliche Faserzüge des Muskels konvergieren nach dem proximalen Teile des Humerus zu und inserieren an der Crista lateralis. Der oberste Abschnitt des Muskels wird von einer Aponeurose bedeckt, welche sich über die Ansatzstelle des Muskels hinaus noch auf einen Teil des Flügels fortsetzt. Die Dicke des Pectoralis major beträgt im oberen Teile ca. 2 cm.

Der unter dem Petoralis major liegende, gewöhnlich als Supracoracoideus (Fig. 8 *Sprc*), von Watson als Pectoralis medius bezeichnete Muskel zeigt eine relativ noch stärkere Entwickelung als der große Brustmuskel. Diese starke Ausbildung ist dadurch bedingt, daß der Muskel als Emporzieher des Flügels bei der Ruderbewegung im Wasser eine weit größere Arbeit als in der Luft zu leisten hat. Der Muskel hat eine dreieckige Form, entspringt von dem tieferen Teile der Membrana sterno-coraco-clavicularis, dem vorderen Rande und der äußeren Fläche des Brustbeines, vom Brustbeinkiele und teilweise auch vom Coracoid. Nach Gervais und Alix soll er auch von der Clavicula entspringen, was ich jedoch nicht bestätigt fand. Der von der Membr. sterno-coraco-clavicularis entspringende Abschnitt wird durch eine starke, der Faserrichtung des Muskels parallel verlaufende Fascie von der übrigen Muskelmasse geschieden. Von Gervais und Alix wird danach der Muskel in einen Hauptteil und einen accessorischen Teil eingeteilt. Eine doppelte Fiederung des Muskels, welche sonst häufig vorkommt, ist hier nicht wahrzunehmen, da von der trennenden Fascie keine Fasern ausgehen. Die gesamte Muskelmasse vereinigt sich in der Nähe der Coracoclavicularverbindung zu einer sehr starken Endsehne, welche sich durch das Foramen triosseum hindurchschiebt und sich in einer Grube auf der Außenfläche des Humerus zwischen Proc. lateralis und medialis ansetzt. Die erwähnte mittlere Fascie setzt sich in die Endsehne hinein fort.

Der Muskel wird in seiner ganzen Ausdehnung (mit Ausnahme der Endsehne) von dem Pectoralis major überdeckt. Die Faserzüge beider Muskeln verlaufen im unteren Teile fast parallel, im vorderen Teile, wo der Supracoracoideus den Sterno coracoclavicularraum ausfüllt, divergieren sie derart, daß sie in der Nähe des Schultergelenkes fast rechtwinklig aufeinander stoßen. Hier erreicht der Muskel eine Dicke von ca. $2^1/_2$ cm.

Nach Entfernung des Supracoracoideus werden die den Schultergürtel aufbauenden Knochen sichtbar. Das Sternum liegt

jetzt in ganzer Ausdehnung frei, ebenso der subcoracoidale Teil der Clavicula und die äußere Fläche des Coracoids. Von dem lateralen Rande des Coracoids und von dem oberen Teile des Sternum sieht man jetzt noch zwei ansehnliche Muskeln nach dem Humerus hin verstreichen. Es sind dies die Mm. coracobrachiales, welche hier etwas weiter unten als bei anderen Vögeln gelegen sind. Der vordere (Fig. 8 *Cb*) entspringt vom lateralen Rande und von der inneren konkaven Fläche des Coracoids, mit einigen Fasern auch von der Innenfläche des Brustbeines. Der kräftige Muskel hat ovale Gestalt und vereinigt sich kurz vor dem Humerus mit dem M. subscapularis und supraspinatus zu einer gemeinsamen Endsehne, welche auf der Innenfläche des Humerus am Rande des Foramen pneumaticum inseriert. Der hintere, von WATSON als Pectoralis minor (Fig. 8 *P.m.*) bezeichnet, liegt etwas oberflächlicher und entspringt vom Proc. lateralis des Coracoids und zum Teil auch vom lateralen Rande des Brustbeines. Einen Ursprung von dem Sterno-coracalgelenk, wie ihn WATSON beschreibt, konnte ich nicht finden. Er verläuft dem vorderen Muskel parallel und inseriert mit einer Sehne an der Außenfläche des Humerus, ebenfalls am Rande des Foramen pneumaticum. Vom Pectoralis major wird er hier durch eine Fettlage getrennt.

Mit dem Coracobrachialis fast parallel verläuft weiter proximal der M. subscapularis, welcher jedoch infolge seines Ursprunges von der Innenfläche des Halses der Scapula bedeutend tiefer zu liegen kommt. Er ist beim Pinguin kleiner als bei anderen Vögeln, da seine Insertion sich nur auf $^1/_5$ der Scapulalänge erstreckt. Trotz seiner geringen Stärke bezeichnen GERVAIS und ALIX den Coracobrachialis nur als einen Hilfsmuskel des Subscapularis. Er vereinigt sich, wie erwähnt, mit der Sehne des Pectoralis minor.

Auf der dorsalen Seite trifft man nach Abpräparierung der Haut, welche hier besonders starken Fettreichtum aufweist, zunächst auf den M. latissimus dorsi (Fig. 9 *Lt.d.*). Derselbe besteht aus einer vorderen stärkeren und einer hinteren, bedeutend schwächeren Portion, welche einen dreieckigen Raum zwischen sich fassen. Dies spricht gegen die Angabe von SCHÖPSS, daß der Muskel an seinem Ursprung ungeteilt sei. Der vordere Teil, dessen Richtung eine horizontale ist, entspringt nach WATSON von den Proc. spinosi des 2.—6. Rückenwirbels. Ich fand jedoch, daß sein Ursprung bereits von den beiden letzten Halswirbeln bis zum 5. Rückenwirbel reicht. Der hintere, bedeutend schmälere Teil des Muskels verläuft in fast vertikaler

Richtung, da er von dem oberen Rande des Ileum entspringt. Beide Teile des Muskels enden in Sehnen, welche unterhalb des Triceps verlaufen, sich durch eine (von Watson beschriebene) Rolle, die an der Scapula befestigt ist, hindurchschieben und auf der Innenseite des Humerus am Rande der Fossa pneumatica inserieren.

Unter dem oberen Teile des Latissimus dorsi verlaufen Muskelfasern, welche ebenfalls von den letzten beiden Halswirbeln und den 5 ersten Rückenwirbeln entspringen, jedoch nicht bis zum Humerus hinziehen, sondern bereits am axillaren Rande der Scapula inserieren. Dieser Muskel wird von Watson als Trapezius bezeichnet. Er hat genau die gleiche Faserrichtung, dieselbe Breite und denselben Ursprung wie der über ihm liegende Latissimus dorsi, indem seine Seitenränder scharf mit denen des breiten Rückenmuskels abschließen (Fig. 9). Aus diesem Grunde könnte man ihn als eine tiefere Portion des Latissimus dorsi auffassen. Auf der Abbildung Watsons ist die Faserrichtung des Muskels eine parallele, während ich ein Konvergieren der Fasern nach der Scapula zu nachweisen konnte.

Nach Fortnahme der beiden Teile des Latissimus dorsi erscheinen, dicht nebeneinander liegend, der M. infraspinatus und der M. supraspinatus. Der M. infraspinatus (Fig. 9 *Isp*) entspringt von der ganzen äußeren Fläche der Scapula mit Ausnahme des Halsteiles. Der starke breite Muskel steigt schräg aufwärts und inseriert an der Innenfläche des Humerus in der Nähe des Tuberculum mediale. Der Muskel wird von einer Aponeurose bedeckt, welche nach dem Flügel zu beträchtlich an Stärke zunimmt. Nach Watson soll der Muskel von der vorderen Portion des Latissimus dorsi überlagert werden; ich fand jedoch, daß er nur von dem hinteren schmalen Teile desselben bedeckt wird.

Unter der vorderen Portion des Latissimus dorsi liegt der M. supraspinatus (Fig. 9 *Ssp*). Dieser entspringt an der Außenfläche der Scapula oberhalb des Infraspinatus, mit einigen Fasern auch am Collum scapulae. Sein Ursprung befindet sich über dem Subscapularis, weshalb er von Gervais und Alix als äußerer Hilfsmuskel des Subscapularis bezeichnet wird. Der Muskel verläuft neben dem Infraspinatus nach dem Humerus, setzt jedoch nicht mit diesem zusammen am Humerus an, sondern vereinigt sich mit dem Subscapularis und Coracobrachialis anterior zu einer gemeinsamen Endsehne.

Bei Betrachtung der Muskeln, welche sich von der Höhe der Schulter nach dem Flügel hin erstrecken, erscheinen dorsal zwei starke Gruppen, welche in der Gegend der Coraco-clavicularverbindung einander kreuzen, nach dem Humerus zu an Stärke bedeutend abnehmen und auseinanderweichen, wobei sich der eine Muskel nach dem radialen, der andere nach dem ulnaren Rande des Humerus hinzieht, und zwar der M. deltoides major einerseits und der Triceps andererseits. Der M. deltoides major (Fig. 9 *Dl.*) ist von WATSON nicht als besonderer Muskel beschrieben, da WATSON den oberflächlichen Teil des Propatagialis für den Deltoides ansieht. Der oberflächliche Flughautspanner ist jedoch, wie bereits REID, SCHOEPSS und GERVAIS und ALIX berichten, nur ein Teil des eigentlichen Deltoides major. Dieser entspringt an dem proximalen Teile des Scapulahalses und zieht von hier, unter dem Propatagialis verlaufend, nach dem ulnaren Rande des Humerus, wo er unterhalb des Proc. medialis inseriert.

Der Raum zwischen Triceps und Deltoides major wird von dem Deltoides minor (Fig. 9 *Dl. m.*) eingenommen. Dieser Muskel wird von SCHOEPSS erwähnt, von WATSON und GERVAIS und ALIX jedoch nicht beschrieben, obwohl er deutlich nachzuweisen ist. Er entspringt am Acromion der Scapula und an der Verbindung von Coracoid und Scapula. Er legt sich als eine dünne Muskelplatte über die Sehne des Supracoracoideus hinweg und setzt am medialen Rande des Humerus unterhalb des Proc. lateralis an.

Der M. triceps (Fig. 8 und 9 *T. I—IV*) setzt sich aus einem langen und einem kurzen Teile, von denen jeder 2 Köpfe besitzt, zusammen. Von dem langen Teile (Pars scapuli-cubitalis) setzt ein Kopf am acromialen Ende der Clavicula und am Acromion der Scapula an. (Fig. 9 *T. I.*) Der an der Ansatzstelle starke Muskel verläuft, an Breite abnehmend, im Bogen nach dem Humerus, wobei er kurz hinter dem Schultergelenk in eine Sehne übergeht. Auf der Abbildung WATSONS ist dieser Teil des Muskels zu schmal dargestellt. Die 2. Portion des Scapuli-cubitalis (*T. II*) entspringt am axillaren Rande der Scapula und verläuft in gerader Richtung nach dem Humerus, um ebenfalls sehnig zu werden und sich dicht unter dem Schultergelenk mit dem ersten Teile zu einer gemeinsamen Sehne zu vereinigen. Diese Sehne teilt sich bald in zwei Endsehnen, welche dem Ulnarrande des Humerus parallel nach abwärts verlaufen und über das Ellbogengelenk hinwegziehen. Hier ist in jeder Sehne ein Sesambein, eine

Patella brachialis, eingelagert, wodurch die Anlehnung der Sehnen an das distale Ende des Humerus bewirkt wird. Die Sesambeine sind halbmondförmig gestaltet und besitzen glatte Gelenkflächen, welche sich in die tiefen Facetten des Humerusendes einlegen. Die der Außenseite des Humerus zugekehrte Sehne besitzt ein breiteres Sesambein als die innere Sehne und setzt am Olecranon in der Nähe der Gelenkfläche der Ulna an. Die andere Sehne inseriert dagegen an der Spitze des Olecranon.

Der kurze Teil des Triceps, der Pars humero-cubitalis besteht ebenfalls aus zwei Köpfen, welche sich mit den Sehnen des Pars scapuli-cubitalis vereinigen. Der eine von ihnen entspringt in der Fossa pneumatica (*T.III*), wird bald sehnig und verbindet sich mit den vereinigten Sehnen des Pars scapuli-cubitalis. Der andere, stärkere Kopf (*T. IV*) setzt an dem ganzen ulnaren Rande des Humerus an, bleibt muskulös und vereinigt sich in der Nähe des Ellbogengelenkes mit der äußeren (nach Watson mit der inneren) Endsehne des Triceps.

Der Flughautspanner wird aus Fasern des Deltoides major und des Pectoralis major zusammengesetzt. Ein dritter, vom Biceps stammender Teil, welcher bei anderen Vögeln oft vorkommt, fällt hier infolge Fehlens eines Biceps weg. Der vom Deltoides gebildete Teil liegt oberflächlicher als der andere; er nimmt seinen Ursprung vom Acrocoracoid und dem acrocoracoidalen Teile der Clavicula. Die zweite, von der vorigen deutlich isolierte Portion, ist der oberste Teil des Pectoralis major, welcher an der Clavicula unterhalb ihrer Verbindung mit dem Coracoid ansetzt. Nach Gervais und Alix soll fast der ganze claviculare Teil des Pectoralis major zur Bildung des Propatagialis beitragen. Die vom distalen Teile der Clavicula entspringenden Fasern sind jedoch nicht daran beteiligt, da sie bei ihrem horizontalen Verlaufe die Wirkung eines Flughautspanners nicht ausüben könnten. Anfangs sind beide Teile des Muskels von einander isoliert, vereinigen sich jedoch in der Mitte des Humerus zu einem sehnigen Bande. Dieses schlägt sich über den radialen Rand des ganzen Flügels hinweg, wobei es noch einen schmalen Streifen der Außen- und Innenfläche des Flügels überdacht. Es endet an der Basis der 2. Phalanx des 2. Fingers.

Die Flügelmuskeln.

Bei der Präparation der Flügelmuskeln machte die Entfernung der Haut einige Schwierigkeit, da dieselbe, besonders im distalen Bereiche des Flügels, eine lederartige Zähigkeit besitzt

und mit ihrer Unterlage fest verwachsen ist. Unter der Haut erschien zunächst, über den ganzen Flügel gleichmäßig ausgebreitet, eine dünne bindegewebige Hülle, welche eine Fortsetzung der Sehne des Pectoralis major darstellt. Unterhalb dieser Hülle fand ich einige straffere bandartige Streifen, welche in schräger Richtung quer über den Flügel hinwegziehen und wohl dazu bestimmt sind, die Muskeln, welche vorwiegend sehnige Streifen bilden, in ihrer Lage zu erhalten. Besonders entwickelt sind dieselben auf der Innenfläche des Flügels unterhalb des Ellbogengelenkes und am Handgelenk.

Sämtliche Muskeln, welche der Breitseite des Flügels aufliegen, sind nur als bandförmige Sehnenstreifen ausgebildet, da bei Entwickelung von muskulöser Substanz kein plattes Ruder zustande gekommen wäre. Nur über den Rändern des Flügels, sowie in den Spalten zwischen den Vorderarmknochen finden sich einige platte Muskelmassen, welche an dieser Stelle die Rudergestalt des Flügels nicht beeinträchtigen.

Am radialen Rande des Flügels verläuft vom distalen Ende des Humerus nach der Ausbuchtung des proximalen Radiusendes ein trapezförmiger Muskel, der Brachialis inferior (Fig. 8 und 9 *B. i.*), welchem bei dem Fehlen des Biceps allein die Funktion der Beugung des Vorderarmes zufällt. Einen teilweisen Ansatz des Muskels an der Ulna, wie ihn Fürbringer für Spheniscus beschreibt, konnte ich bei Eudyptes nicht finden.

Auf der Innenfläche des Flügels ziehen 2 dünne Sehnen über das Ellbogengelenk hin, welche vom distalen Ende des Humerus entspringen und zu einer Sehne vereinigt am ulnaren Rande des Radius inserieren. Diese Sehnen bilden die beiden Pronatoren des Vorderarmes (Fig. 8 *Pr.*), welche von Watson und Gervais und Alix als fehlend bezeichnet, von Schoepss jedoch als 2 getrennte Sehnen beschrieben werden. Ihre schwache Ausbildung beruht auf dem geringen Pronationsvermögen des Flügels.

Auch ein Supinator des Vorderarmes (Fig. 9 *Sup.*) ist auf der Außenfläche des Flügels deutlich ausgebildet. Seinen Ursprung fand ich am ulnaren Rande des Humerus in der Nähe des 4. Tricepskopfes, während ihn Watson von dem äußeren lateralen Ligament des Ellbogengelenkes angibt. Er verläuft als lange dünne Sehne schräg über das Ellbogengelenk und inseriert auf der Außenfläche des Radius nahe dem Ursprunge des Extensor metacarpi radialis brevis.

Einen tiefen Beuger des Vorderarmes, welcher von SCHÖPSS beschrieben wird, konnte ich, gleich WATSON und GERVAIS und Alix, nicht finden.

Der Flexor carpi ulnaris (Fig. 8 *F. c. u.*) entspringt am zugespitzten distalen Ende des Humerus, verläuft ein Stück über die Innenseite der Ulna, geht über den Raum zwischen Ulna und Carpale ulnare und inseriert auf der Innenfläche der letzteren mit 2 kleinen Endsehnen. Diese Teilung der Sehne wird bei Beschreibung des Muskels von keinem Autor angegeben. Bemerkenswert ist ferner, daß die Sehne nicht, wie bei anderen Vögeln, am freien Rande des Carpale ulnare, sondern etwa in der Mitte der Innenfläche inseriert.

Unmittelbar neben diesem Muskel entspringt der M. flexor sublimis digitorum (Fig. 8 *F. s. d.*), welcher gleichfalls aus einem langen Sehnenstreifen besteht. Er geht schräg über die Innenfläche der Ulna hinweg und gibt in der Nähe des distalen Endes der Ulna eine schwache Sehne ab, welche auf der Innenfläche des Carpale ulnare ansetzt. Von SCHÖPSS wird diese Sehne nicht erwähnt. Die Hauptsehne geht schräg über den Carpus und Metacarpus hinweg, vereinigt sich hier mit der Sehne des Flexor digitorum profundus und setzt an der Basis der 2. Phalanx des 2. Fingers an. Von WATSON wird die Vereinigung der beiden Muskeln, welche bereits MECKEL erwähnte, bestritten, desgleichen ist sie von SCHÖPSS nicht beschrieben. Ferner soll die Sehne nach WATSON bereits an der Grundphalanx des 2. Fingers ansetzen. Den Ursprung des Flexor profundus digitorum (Fig. 8 *F. p. d.*) fand ich etwa in der Mitte des ulnaren Randes des Radius. Nach WATSON soll der Muskel am unteren Ende des Humerus, nach SCHÖPSS und GERVAIS und ALIX an den einander zugekehrten Rändern des Radius und der Ulna entspringen. Er verläuft als eine schmale Sehne in fast gerader Richtung über den Carpus und das Metacarpale II, wo er sich, wie erwähnt, mit dem Flexor sublimis vereinigt.

Der M. extensor metacarpi radialis longus (Fig. 9 *E. m. r. l.*) entspringt mit zwei getrennten sehnigen Köpfen an der Außenseite des Humerus unmittelbar über dem Ursprunge des Brachialis inferior, welchen er hier vollkommen bedeckt. Die beiden Köpfe vereinigen sich bald zu einer schmaleren Sehne, welche sich in die Rinne am äußeren Rande des Radius hineinlegt und nach dem Carpus hinzieht, wo ich eine deutliche Vereinigung mit der Sehne des Extensor metacarpi radialis brevis nachweisen

konnte. Die Sehne inseriert am vorderen Rande des Metacarpale I. Die Zeichnung dieses Muskels bei WATSON und sein hier dargestelltes Verhalten zum Propatagialis entspricht nicht meinem Befunde. Die halbelliptische Sehne, welche WATSON für die des Propatagialis hält, ist die Ursprungssehne des Extensor metac. rad. longus, während der Propatagialis über dieser Sehne liegt. Ferner bestreitet WATSON den schon von SCHOEPSS angegebenen Ursprung mit 2 Köpfen und läßt den Muskel mit einem fleischigen Kopfe entspringen; ich konnte jedoch einen rein sehnigen Ursprung ohne Beimengung von Muskelfasern nachweisen. Auch die Vereinigung der Sehne mit dem Ext. metac. rad. brevis, welche auch GERVAIS und ALIX fanden, wird von WATSON nicht zugegeben.

Der Extensor metacarpi radialis brevis (Extensor pollicis longus [Fig. 9 *E.m.r.b.*]) entspringt mit zwei getrennten muskulösen Köpfen, der stärkere von den gegenüberliegenden Rändern des Radius und der Ulna, der schwächere von der Außenfläche des mittleren Teiles des Radius. Beide Köpfe vereinigen sich bald zu einer Sehne, welche ebenfalls am Metacarpale I inseriert, indem sie mit der Sehne des Ext. met. rad. longus verschmilzt. Von WATSON wird der Ursprung mit 2 Köpfen nicht angegeben. Auch fand ich den Ansatzpunkt etwas weiter distalwärts als er von WATSON abgebildet ist. Auf der Außenfläche des distalen Humerusendes findet sich nahe dem Ellbogengelenk der sehnige Ansatz des Extensor digitorum communis (Fig. 9 *E.d.c.*). Es läßt sich an dieser Sehne deutlich eine Zweiteilung nachweisen. Die Sehne verläuft, an Breite abnehmend, zwischen Radius und Ulna nach dem Handgelenk, wo sie sich über die Sehne des Extensor indicis proprius legt, welchem sie eine kleine Sehne abgiebt. Darauf geht die Sehne schräg über das Metacarpale II und teilt sich an dessen Ende nochmals in zwei Sehnen, von denen die eine an der 1., die andere an der 2. Phalanx des Index inseriert. Von WATSON und GERVAIS und ALIX ist die Abgabe einer Sehne an den Extensor indicis proprius nicht erwähnt; ferner ist, auch von SCHOEPSS, die Endsehne am 2. Phalangengliede des Index nicht angegeben.

Unmittelbar neben diesem Muskel entspringt eine ebenfalls breite Sehne, welche parallel dem Extens. digit. communis über die Außenseite der Ulna und schräg über den Carpus verläuft, um sich dann in zwei kurze Endsehnen zu gabeln, welche am Metacarpale II und III ansetzen. Von WATSON wird dieser Muskel als Extensor carpi ulnaris bezeichnet, obwohl er mit dem

Carpale ulnare in keinerlei Beziehung steht. Die von SCHOEPSS gewählte Bezeichnung als Abductor metacarpi (Fig. 9 *Abd. m.*) dürfte daher für diesen Muskel zutreffender sein. Die Insertion am Metacarpale III wird von WATSON nicht angegeben. Nach WATSON und SCHOEPSS soll die Sehne zwischen Radius und Ulna verlaufen, während ich die Sehne auf der Außenfläche der Ulna fand. Auch ist die Ursprungsstelle des Muskels auf der Abbildung WATSONS nicht zu erkennen.

Unterhalb des Ursprunges des Ext. metac. rad. brevis findet sich zwischen Radius und Ulna der muskulöse Ursprung des Extensor indicis proprius (Fig. 9 *E.i.p.*). Derselbe wird bald sehnig und zieht in gerader Richtung über das Handgelenk hinweg, wo er, wie erwähnt, einen Sehnenzweig des Ext. digitorum communis erhält. Die Sehne geht darauf über das Metacarpale II und die Grundphalanx des 2. Fingers und inseriert an der Basis der 2. Phalanx des Index. Dieser Muskel wird von GADOW bei den Pinguinen als fehlend angegeben. Der Raum zwischen dem hinteren Rande der Ulna und dem Metacarpale III wird von dem Flexor metacarpi brevis (Fig. 8 *F.m.b.*) eingenommen. Da dieser Muskel den Knochen nicht direkt aufliegt, sondern nur ihre Ränder verbindet, so ist er stark muskulös und stellt neben dem Brachialis inferior den kompaktesten Muskel des Flügels dar. Er entspringt nach WATSON und SCHOEPSS mit einer Sehne am unteren Ende der Ulna. Ich konnte jedoch deutlich 2 Ursprungssehnen nachweisen, und zwar eine größere, oberflächlicher und eine kleinere, tiefer gelegene, welche einander parallel über die Außenfläche des Carpale ulnare verlaufen. Hier wird der Muskel fleischig, indem er sich bedeutend verbreitert; er inseriert im mittleren Teile des Metacarpale III.

Hinter diesem Muskel fand ich als Verbindung der Ulna mit dem 3. Finger eine starke Sehne, welche sich vom hinteren Rande der Ulna nach dem proximalen Zipfel der Basis des Carpale ulnare hinzieht, hier scheinbar aufhört, am distalen Zipfel jedoch wieder ansetzend, nach dem erwähnten Vorsprung an der Basis des 3. Fingers verläuft. Diese Sehne bildet den großen Kopf des Flexor digiti minimi (Fig. 8 *F.*d.*III*). Von SCHOEPSS ist nur die Sehne, welche vom Carpale ulnare zum 3. Finger verläuft, als ein Teil des Flexor digiti minimi beschrieben, der proximale Abschnitt des Muskels wird jedoch nicht erwähnt. Bei allen anderen Autoren fehlt die Beschreibung dieser Sehne vollständig.

An der Basis des 3. Fingers setzt ferner noch der kleinere

Kopf des Flexor digiti minimi an. Dieser entspringt fleischig an der Innenfläche des Metacarpale III, wird bald sehnig und verläuft schräg zum 3. Finger herab. Nach Watson ist der Verlauf des Muskels ein fast gerader.

Der Abductor indicis (Fig. 8 *Abd.i.*), welcher nach Schoepss fehlen soll, von Watson und Gervais und Alix beschrieben ist, und den ich ebenfalls deutlich nachweisen konnte, entspringt mittels eines Muskelkopfes auf der Innenfläche des Metacarpale I und zieht längs seines radialen Randes nach der Basis der 1. Phalanx des Index. Von Gervais und Alix wird er nur als ein Band beschrieben.

Der schmale Spalt zwischen Metacarpale II und III wird von den Interossei, dem Interosseus palmaris und Interosseus dorsalis eingenommen. Der erstere entspringt auf der Innenseite der gegenüberliegenden Ränder der Metacarpalia, wird teilweise von dem Flexor digit. sublimis bedeckt, und verläuft zwischen 2. und 3. Finger nach der 2. Phalanx des Index. Die Bezeichnung von Schoepss als Flexor indicis dürfte daher für diesen Muskel zutreffender sein. Der Interoseus dorsalis entspringt mit sehr schwachen Muskelfasern auf der Außenseite des Metacarpus. Seine schmale Sehne zieht sich über die 1. Phalanx des Index hinweg und inseriert an der 2. Phalanx. Nach Watson soll die Sehne zwischen den 1. Phalangen der beiden Finger verlaufen.

Sämtliche Muskeln, welche bei anderen Vögeln zur Bewegung des Daumens dienen, fehlen beim Pinguin infolge des Mangels eines Daumengliedes.

Die Entwickelung der Vorderextremität.

Die Vorderextremität der Vögel bietet infolge der Reduktion ihres peripheren Endabschnittes entwickelungsgeschichtlich großes Interesse. Bei den Pinguinen ist das embryonale Verhalten der Vorderextremität, welche, wie wir gesehen häben, durch ihre Umbildung zu einem Ruderorgan noch in weit höherem Maße reduziert ist, von besonderer Bedeutung. Denn ihr Verhalten während der Entwickelung muß einen bestimmten Entscheid darüber bringen, welche phylogenetische Stellung die Pinguine einnehmen, ob sie sich frühzeitig oder erst spät vom Stammbaum der Vögel abgezweigt haben, ob also ihre primitiven Charaktere in der Tat als primitiv aufgefaßt werden müssen, oder ob sie, von flugfähigen

Vorfahren abstammend, erst sekundär zu einer so niedrigen Stufe gelangt sind, als pseudoprimitiv genannt werden können. Zu der ersteren Anschauung neigten mehrere ältere Forscher, welche sich mit dieser Frage beschäftigten und deshalb auch den Sphenisciden eine sehr selbständige Stellung unter den Vögeln einräumten. Von neueren Forschern vertritt auch v. MENZBIER mit Entschiedenheit diese Ansicht, indem er hervorhebt, daß die primitiven Eigenschaften der Pinguine nicht durch Anpassung erworben, sondern von alters her ererbt seien, weshalb sie keinesfalls von Flugvögeln abstammten und sich infolge ihrer Lebensbedingungen auch nicht zu solchen entwickeln könnten. Auf Grund dieser Vermutungen räumt v. MENZBIER den Eupodornithes den Rang einer der 5 Unterklassen, in welche er die Vögel einteilt, ein und scheidet sie streng von den Carinaten. Zu der entgegengesetzten Anschauung bekennen sich unter anderen neueren Autoren auch FÜRBRINGER und GADOW. Ersterer hält alle primitiven Charaktere der Pinguine für rückgebildet und weist ihnen einen, wenn auch ziemlich tiefen Platz unter den Carinaten an. Auch GADOW gibt für die meisten primitiven Eigenschaften die Möglichkeit einer Rückbildung zu und schließt sich in Bezug auf die Stellung der Pinguine im System der Meinung FÜRBRINGERS an.

Wenn nun die Ansicht v. MENZBIERS die zutreffende ist, so muß die Vorderextremität während ihrer Entwickelung den Reptilien näher kommen, als dies im ausgebildeten Zustande der Fall ist. Stammen dagegen die Pinguine von flugfähigen Vorfahren ab, so muß der Flügel in embryonaler Zeit Stadien durchlaufen, welche dem Flügel eines Carinaten ähneln und sich im Laufe der weiteren Entwickelung allmählich von diesem entfernen.

Da für die Vorderextremität in vergleichend anatomischer Hinsicht das Verhalten des Handskelettes, besonders des Carpus und Metacarpus am bedeutungsvollsten ist und hierüber stets die größten Meinungsverschiedenheiten geherrscht haben, so will ich mit der Darstellung dieses Abschnittes beginnen.

Bekanntlich ist der Carpus und Metacarpus der Vögel entsprechend der Verminderung der Phalangenzahl derart reduziert, daß sich im ausgebildeten Zustande von carpalen Elementen nur noch 2 selbständige Carpalia und 3 Metacarpalia vorfinden. Daß der Ausfall der Endglieder allein von der ulnaren Seite aus stattgefunden hat, wird jetzt wohl allgemein anerkannt, indem man die Deutung OWENS, nach welcher die 3 Metacarpalia dem Metacarpale II—IV der pentadactylen Grundform homolog sein

sollen, fallen ließ. Ueber die Bedeutung der beiden Carpalia wurde vielfach gestritten, da dieselben durch Vereinigung einer ursprünglich größeren Anzahl von Carpalelementen entstanden sein mußten. Auch glaubte man nicht an ein Fehlen der Anlage der distalen Carpusreihe, sondern nahm eine Verschmelzung derselben mit den Metacarpalia an. Schon Cuvier (1835) sprach diese Ansicht aus, ging aber zu weit, indem er an eine Verschmelzung aller 5 Carpalia mit dem Metacarpus glaubte.

Gegenbaur (1864) fand bei der Untersuchung des Carpus der Vögel, daß schon zur Zeit der ersten Differenzierung des Knorpelskelettes nur 2 getrennte Stücke, welche er dem Radiale und Ulnare für homolog erachtet, vorhanden seien, und an diesen Anlagen keine Spur von Verschmelzung erkennbar sei. Die drei Metacarpalia erklärt Gegenbaur mit Bestimmtheit für das Metacarpale I—III, indem er die schlankere Form des Metacarpale III mit dem gleichen Verhalten bei den Krokodilen in Einklang bringt und daher den Ausfall eines Metacarpale von der radialen Seite ausschließt.

Von wesentlicher Bedeutung für die Erkenntnis der Vogelhand war die 1873 erschienene Arbeit von Alexander Rosenberg, welche auch eine umfassende Zusammenstellung der über den Carpus und Metacarpus der Vögel verbreiteten Ansichten enthält. Nach Rosenbergs, am Hühnerembryo angestellten Untersuchungen sind von der distalen Carpusreihe des primitiven Handskelettes noch zwei getrennte Stücke vorhanden, von denen das eine später mit den Basalflächen des Metacarpale I und II, das andere mit denen des Metacarpale III und IV verschmilzt, welche daher als Carpale $^{1 \cdot 2}$ einerseits und als Carpale $^{3 \cdot 4}$ andererseits zu deuten seien. Die beiden Stücke des ausgebildeten Vogelcarpus hält Rosenberg für das Ulnare und Radiale, von denen das Ulnare noch mit dem Intermedium verschmolzen sei und daher ein Intermedio-ulnare darstelle. Auch wird von Rosenberg in manchen Fällen ein Centrale nachgewiesen, welches in der Bandmasse, die sich vom ulnaren Rande des Radiale zum Intermedio-ulnare hinziehe, gelegen sei. Am Metacarpus fand Rosenberg neben dem Metacarpale III noch die Anlage eines kleinen Metacarpale IV, welches den Höhepunkt seiner Ausbildung erst sehr spät erreichen soll, alsdann, mit dem Metacarpale III verschmelzend, der Reduktion verfällt und allmählich vollständig verschwindet.

Morse, welcher die Flügel zahlreicher Embryonen untersuchte und seine Resultate 1874 veröffentlichte, stellte fest, daß am Auf-

bau des Carpus mindestens 4 Knorpelstücke teilnehmen, von denen 2 in der proximalen und 2 in der distalen Reihe liegen. Von den letzteren beiden sieht MORSE das radialwärts gelegene, welches mit dem Metacarpale III (nach der OWENschen Zählung) verwächst, entweder für das verschmolzene Intermedium und Centrale oder für das Carpale distale[3] (von OWEN als „Magnum" bezeichnet) an; einen sicheren Entscheid vermag MORSE nicht zu geben. Das auf der ulnaren Seite gelegene Stück, welches mit dem Metacarpale IV (III) verwächst, bezeichnet er als das Carpale[4]. Beide Stücke der distalen Reihe sollen sich oft noch vor der Verschmelzung mit dem Metacarpus zu einem Knorpelbande vereinigen. Bei einigen Vögeln fand MORSE im Carpus noch einen 5. Knorpel, welchen er bei Dendroeca aestiva neben dem Radiale abbildet und als ein Intermedium auffaßt; später soll dieser mit dem Radiale verschmelzen. Bei Tyrannus Carolinensis fand MORSE einen kleinen Knorpel neben dem Ulnare, zwischen Radius, Ulna und Radiale gelegen, welchen er als Centrale bezeichnet. Beim ausgewachsenen Vogel entsprächen demnach die beiden Knorpel der proximalen Reihe einem Intermedio-radiale und einem Centro-ulnare. Am Metacarpus werden von MORSE nur 3 Metacarpalia beschrieben.

Nach PARKER (1888) sollen 3 Carpalia mit dem Metacarpus verschmelzen, indem ein keilförmiger Knorpelfortsatz, welchen das Carpale[1], [2] unter das zugehörige Metacarpale schiebt, ein besonderes Carpale darstelle. Die beiden Knorpelstücke der proximalen Reihe wurden von PARKER ebenfalls gelegentlich als doppelte Anlagen gefunden, weshalb das Ulnare als ein Centro-ulnare aufgefaßt wurde. Am Metacarpus fand PARKER noch ein Metacarpale IV in Gestalt eines kleinen Knorpels an der ulnaren Seite des Metacarpale III.

Nachdem ich so die Ansichten über die Entwickelung des Carpus und Metacarpus der Vögel im allgemeinen dargelegt habe, will ich mich nun zur Entwickelung dieses Flügelabschnittes beim Pinguin wenden.

Entwickelungsgeschichtliche Anlagen über den Flügel der Pinguine finden sich, wie bereits erwähnt, nur bei STUDER in „Die Forschungsreise S. M. S. Gazelle". Die Embryonen waren jedoch schlecht konserviert und wurden von STUDER nur makroskopisch untersucht. Er fand hierbei am Carpus ebenfalls zwei Knorpelreihen. Die beiden dreieckigen getrennten Stücke der proximalen Reihe entsprechen dem Radiale und Ulnare. In der

distalen Reihe fand STUDER ein großes Knorpelstück, welches distal an das Metacarpale I und II angrenzt und sich mit einem schmalen Fortsatz bis auf die ulnare Seite zieht. Dieser Knorpel, welchen STUDER dem Carpale $^{1 \cdot 2}$ ROSENBERGS für gleich erachtet, soll noch einen Fortsatz zwischen Ulna und Radius einschieben, welcher nach STUDERS Ansicht einem mit dem Carpale $^{1 \cdot 2}$ verschmolzenen Intermedium entsprechen könnte. Ein zweiter Knorpel der distalen Reihe, welcher sich zwischen Metacarpale III und den vorigen einschiebt, also weiter distalwärts als dieser liegt und von ihm durch einen schmalen Spalt getrennt ist, soll dem Carpale $^{3 \cdot 4}$ entsprechen. Ein Centrale werde nicht angelegt. Von Metacarpalia fand STUDER drei getrennte Stücke, von denen das Metacarpale I die halbe Länge des Metacarpale II aufweise.

Der Carpus.

Meine eigenen Untersuchungen an den Embryonalstadien ergaben, daß sich der Carpus, wie er uns beim ausgewachsenen Pinguin vorliegt, ursprünglich aus 5 Carpalelementen und einem accessorischen Stücke aufbaut. Davon bilden 2 eine proximale Reihe und fassen noch ein 3. Stück zwischen sich, 2 bilden eine distale Reihe, während das accessorische Stück außerhalb des eigentlichen Carpus auf der ulnaren Seite gelegen ist. Der Metacarpus setzt sich aus 4 ursprünglich getrennten Stücken zusammen, indem sich am 3. Metacarpale noch die Anlage eines kleinen Knorpelstreifens nachweisen läßt.

Es wird nunmehr erforderlich sein, auf diese Verhältnisse näher einzugehen und die einzelnen Teile zu homologisieren.

Ueber die Deutung der beiden, die proximale Carpusreihe bildenden Knorpel kann kein Zweifel sein, da dieselben ihrer Lage nach dem Radiale und Ulnare entsprechen müssen. Das Radiale (Fig. 10 *r*.) fand ich in allen Stadien als eine einheitliche Anlage ohne irgendwelche Andeutung von Zweiteilung. Es zeigt während der Entwickelung nur wenig Formveränderung, da es schon im Stadium I annähernd vierseitig gestaltet ist. Eine dreiseitige Gestalt, wie sie STUDER bei einem jüngeren Stadium abbildet, konnte ich nicht wahrnehmen. Die proximale konkave Fläche grenzt, wie im ausgebildeten Zustande, an das untere Ende des Radius, die distale Fläche reicht an den radialwärts gelegenen Knorpel der 2. Carpusreihe heran. Das Radiale ist in den jüngeren Stadien relativ klein, im Stadium III ragt es schon etwas

über den ulnaren Rand des Radius hinaus. Eine Ausdehnung, wie sie von Studer bei einem Flügel der mittleren Entwickelungsstufe dargestellt ist, erreicht jedoch das Radiale in keinem von mir untersuchten Stadium. Auch konnte ich einen von Studer gezeichneten spitzen Fortsatz am äußeren distalen Ende des Radiale nicht finden.

Das 2. Stück der proximalen Reihe, das Ulnare (Fig. 10 *u*), läßt im Stadium I eine etwa dreiseitige Form erkennen. Es grenzt proximal an die Ulna, distal an den ulnarwärts gelegenen Knorpel der 2. Carpusreihe und ragt nach außen nur wenig über das Niveau dieser Knochen hervor. Vom Carpale radiale ist es im jüngsten Stadium noch weit entfernt. Dieser Knorpel hat also mit dem Carpale ulnare, wie es beim erwachsenen Pinguin erscheint, noch gar keine Aehnlichkeit. Es entwickelt sich nämlich aus ihm nur der von Ulna und Metacarpus umgebene Teil des Ulnare, während der frei hinausragende platte Abschnitt aus einer besonderen Anlage hervorgeht. Im Stadium II erscheint außerhalb des eigentlichen Carpus in der Anlage der langen Sehne des Flexor digiti minimi, welcher sich, wie ich oben auseinandergesetzt habe, vom Außenrande der Ulna bis zur Basis des 3. Fingers hinzieht, ein sehr schwach S-förmig gekrümmter Knorpelstreifen. Derselbe liegt dem freien Rande des Carpale ulnare gegenüber und ist von diesem durch zellreiches Bindegewebe getrennt (Fig. 27). Dieser Knorpel ist mit Sicherheit als ein accessorisches Stück des Carpus aufzufassen, wie wir es von den Reptilien an bei sehr vielen höheren Wirbeltieren mit Ausnahme der Vögel, meistens in der Nähe des Carpale ulnare gelegen, auftreten sehen. Es wird von Cuvier als „Pisiforme“ bezeichnet, von Gegenbaur für ein Sesambein angesehen und „Accessorium“ benannt. Zum erstenmale erscheint dieses Stück bei den Seeschildkröten, wo es nach Gegenbaur zur Verbreiterung der Ruderfläche dient. Da bei den Vögeln eine derartige Verbreiterung des Flügelskelettes nicht erforderlich ist, so ist es hier verloren gegangen, um bei den Pinguinen, wo der Flügel als ein Ruder funktioniert, wiederum zu erscheinen und zur Verbreiterung des carpalen Flügelabschnittes beizutragen. Auch beim Pinguin legt es sich als ein Sesambein an, da es, wie erwähnt, in der Sehne des Flexor digiti minimi seine Entstehung nimmt. Im nächsten Stadium hat dieser Knorpel bereits an Breite zugenommen und sich dadurch dem eigentlichen Ulnare genähert, welches seinerseits dem Sesambein etwas entgegen gewachsen ist. Im Stadium IV ist die Verschmelzung bereits eine vollständige. Die Entstehung des freien

Teiles des Carpale ulnare als ein Sesambein ist auch beim erwachsenen Pinguin noch daran deutlich erkennbar, daß seine Basis, wie oben beschrieben wurde, proximal und distal in zwei Zipfel ausgezogen ist, daß ferner die Sehne des Flexor digiti minimi an diesen Zipfeln ansetzt und im Carpale ulnare scheinbar verschwindet. Dieses Sesambein ist STUDER, der die Extremitäten nicht an Schnitten untersuchte, offenbar entgangen, da er das Carpale ulnare selbst in einem älteren Stadium nur sehr klein darstellt und den freien Teil desselben vollkommen fortläßt. Gleichzeitig ist das Ulnare in dem der Außenfläche des Flügels zugekehrten Teile dem Radiale erheblich näher gerückt und im Stadium III ist die Spitze des Ulnare mit der ihr zugekehrten distalen Ecke des Radiale durch eine schmale Brücke zellreichen Bindegewebes verbunden. Im nächsten Stadium ist die Brücke bereits knorplig geworden, wodurch eine Verbindung der beiden proximalen Carpalia herbeigeführt ist, wie wir sie beim erwachsenen Pinguin erkennen konnten. Wir sehen in der frühembryonalen Trennung und späteren Verschmelzung des Radiale und Ulnare die Reduktion einer ursprünglich höheren Ausbildung, welche nur bezweckt, den Carpus möglichst unbeweglich zu gestalten, aus der wir jedoch nicht auf ein primitives Verhalten schließen können.

Distal vom Carpale ulnare fand ich im Stadium I noch ein kleines Knorpelstückchen von ovaler Gestalt (Fig. 11 *c*), welches in der Nähe der dem Radiale zugekehrten Spitze des Ulnare gelegen und von diesem durch eine schmale Bindegewebszone getrennt war. Es war auf einigen Seitenschnitten als ein freier Knorpel erkennbar, verschmolz jedoch auf den mehr radialwärts gelegten Schnitten mit dem Ulnare (Fig. 12). In späteren Stadien war dieser Knorpel mit dem Ulnare schon vollkommen verschmolzen. Ob derselbe die Anlage eines Centrale darstellt, wage ich nicht zu entscheiden, jedenfalls scheint er mir aber mit dem von ROSENBERG an dieser Stelle gefundenen und als Centrale gedeuteten Knorpelstücke identisch zu sein. Auch würde seine Lage derjenigen des Centrale vieler Reptilien entsprechen.

Die proximale Carpalreihe wird beim ausgewachsenen Pinguin, wie oben bereits beschrieben wurde, nicht vom Radiale und Ulnare allein gebildet, da sich zwischen diese nach der Innenfläche des Flügels zu noch ein Fortsatz der Ulna einschiebt, welcher mit dem Radiale und Ulnare artikuliert, bis an den Metacarpus reicht und mit den distalen Rändern des Radiale und Ulnare einen halbmondförmigen Bogen bildet. Dieser Fortsatz hängt in frühembryonaler Zeit mit dem Körper der Ulna nicht zusammen, sondern

ist von ihr abgesetzt. Ich konnte nämlich im Stadium I zwischen der Ulna und dem Fortsatze eine feine Trennungslinie nachweisen. Auch die charakteristische Stellung der Knorpelzellen an dieser Stelle deutete darauf hin, daß beide Teile ursprünglich voneinander vollständig isoliert gewesen sein müssen (Fig. 27). Schon im Stadium II war die Abgrenzung nur noch sehr undeutlich wahrzunehmen, und in den folgenden Stadien bildete die Ulna mit dem Fortsatze ein einheitliches Stück ohne Spuren einer ehemaligen Trennung. Man kann diesen Fortsatz mit Sicherheit als ein Intermedium ansehen, welches in jungen Embryonalstadien noch frei ist, jedoch bald mit dem distalen Ende der Ulna verwächst. Für diese Annahme spricht die Lage des Intermedium in der gesamten Wirbeltierreihe, indem es fast stets in der Verlängerung der Ulna, und zwar in der dem Radius zugekehrten Hälfte gelegen ist und seitlich vom Carpale radiale und ulnare eingeschlossen wird. Auch bildet das Radiale und Ulnare mit dem Intermedium oft einen mehr oder weniger deutlichen Bogen (cf. GEGENBAUR, Carpus und Tarsus, Tafel I, II, III). Der Fortsatz der Ulna beim Pinguin zeigt nun genau das gleiche Lagerungsverhältnis. STUDER stellte in der Abbildung eines jüngeren Stadiums die Ulna ohne den Fortsatz dar und hielt einen Fortsatz der distalen Carpusreihe, wie bereits oben erwähnt wurde, für ein Intermedium. Wahrscheinlich ist STUDER bei der ungenauen Untersuchung getäuscht worden, indem er den mit der Ulna noch nicht verwachsenen Knorpel als einen Teil der distalen Carpusreihe ansah.

Wie ich bereits hervorhob, fand ich am Carpus eine distale Reihe, welche sich aus zwei undeutlich voneinander getrennten Knorpelstücken zusammensetzt. Ueber die Deutung dieser beiden Stücke kann kein Zweifel bestehen. Das radialwärts gelegene muß den zu einem Knorpel verschmolzenen Carpale ^{1} und Carpale ^{2} entsprechen, da sich an dieses das Metacarpale I und II ansetzt. Die Basis des Metacarpale I wird zwar nicht in ihrer ganzen Ausdehnung von dem Knorpel erreicht, jedoch kann ein Ausfall eines Carpale distale schon deshalb nicht von der radialen Seite stattgefunden haben, weil der äußere Rand des Knorpels mit dem des Radiale in gleichem Niveau liegt. Desgleichen muß der andere Knorpel der distalen Reihe als ein verwachsenes Carpale ^{3} und ^{4} angesehen werden, da es distal an das Metacarpale III und, wie wir später noch sehen werden, an ein Metacarpale IV grenzt. Beide Knorpel der distalen Carpusreihe bilden einen proximal konvexen Bogen, welcher sich in die Konkavität der proximalen Reihe einlegt.

Es dürfte von Interesse sein, auf den Bau der distalen Carpalia und auf deren Verhalten zu den umgebenden Knochen näher einzugehen.

Das Carpale $^{1 \cdot 2}$ stellt im Stadium I eine dünne, leicht gebogene Scheibe dar, deren distaler konkaver Rand dem Metacarpale II zugekehrt und von diesem durch einen schmalen Spalt getrennt ist (Fig. 10). Der proximale, etwas konvexe Rand grenzt an das Radiale und auch noch an einen Teil des von mir als Intermedium aufgefaßten Fortsatzes der Ulna. Von den beiden Seitenflächen liegt die radiale, etwas zugespitzte, der Basis des Metacarpale I gegenüber. Die ulnare verbreiterte Seite grenzt an das Carpale $^{3 \cdot 4}$ und ist nur durch einen sehr schmalen Spalt von diesem getrennt. Im nächsten Stadium beginnt sich bereits die Verschmelzung des Carpale $^{1 \cdot 2}$ mit dem Carpale $^{3 \cdot 4}$ einzuleiten. Auch ist die distale Seite bereits dem Metacarpale II sehr nahe gerückt (Fig. 13); das Carpale $^{1 \cdot 2}$ tritt jedoch nicht in ganzer Ausdehnung an die Basis des Metacarpale II heran, sondern berührt diese nur an den Rändern, während der mittlere ausgehöhlte Teil noch absteht. Die proximale, dem Radiale zugekehrte Fläche ist fast plan und etwas geneigt, da die der Außenfläche zugekehrte Seite beträchtlich höher ist als die innere (Fig. 15). Im Stadium III ist die Verschmelzung mit dem Carpale $^{3 \cdot 4}$ eine vollkommene, sodaß jetzt Carpale $^{1 \cdot 2}$ und Carpale $^{3 \cdot 4}$ ein einheitliches Knorpelband bilden (Fig. 17). Desgleichen ist auch die Verwachsung mit dem Metacarpale I erfolgt, welche jedoch nur an der dem Metacarpale II zugekehrten Seite stattfindet, während die Basis des Metacarpale I frei bleibt. Weiterhin beginnt in diesem Stadium eine allmähliche Abplattung des Carpale $^{1 \cdot 2}$ in dorsoventraler Richtung, welche in den nächsten Stadien noch mehr zunimmt. Die Verwachsung mit dem Metacarpale II erfolgt in späteren Stadien. Im Stadium VII ist die ehemalige Selbständigkeit des Carpale $^{1 \cdot 2}$ nicht mehr zu erkennen (Fig. 18).

Das Carpale $^{3 \cdot 4}$ stellt im jüngsten Stadium auf dem Längsschnitt eine etwa fünfeckige Platte dar, deren proximale konvexe Fläche dem Carpale ulnare gegenüber liegt und mit der des Carpale $^{1 \cdot 2}$ einen Bogen beschreibt (Fig. 10). Distalwärts reicht es bedeutend tiefer herab als das Carpale $^{1 \cdot 2}$ und wendet seine distale konkave Fläche der konvexen Basis des Metacarpale III zu. Die radiale Seitenfläche grenzt in ihrem oberen planen Abschnitte an das Carpale $^{1 \cdot 2}$, weiter unten wird sie etwas konkav und liegt hier dem Metacarpale II gegenüber, von dem sie durch einen breiten Spalt getrennt ist. Auf der ulnaren Seite ragt das

Carpale $^{3 \cdot 4}$ über das Metacarpale III hervor. Auf seitlichen Schnitten trifft man daher ulnarwärts zuerst auf ein kleines rundes Knorpelstückchen (Fig. 11 und 12), welches auf weiter radialwärts gelegten Schnitten an Größe zunimmt. Daraus geht hervor, daß dieser Knorpel ursprünglich noch mit einem anderen Metacarpale zusammenhing, welches entweder ausgefallen oder verlagert worden ist, daß also der Knorpel mit Sicherheit als ein Carpale $^{3 \cdot 4}$ aufgefaßt werden kann. Im nächsten Stadium beginnt das Carpale $^{3 \cdot 4}$, wie bereits oben erwähnt, mit dem Carpale $^{1 \cdot 2}$ zu verschmelzen und an das Metacarpale II und III näher heranzutreten. Da es auf der Distalfläche, wie das Carpale $^{1 \cdot 2}$, konkav ist, so berührt es das Metacarpale III zunächst nur an den Rändern (Fig. 14). Die Dicke des Knorpels ist jetzt noch sehr bedeutend, wie an einem Querschnitt (Fig. 19) zu ersehen ist. In diesem Stadium beginnt ferner am Carpale $^{3 \cdot 4}$ die Entwickelung eines kegelförmigen Fortsatzes und zwar auf der dem Metacarpale II zugekehrten Seite, welcher, im rechten Winkel von dem Carpale $^{3 \cdot 4}$ abgebogen, radial- und volarwärts gerichtet ist (Fig. 16). Der Fortsatz legt sich dabei über das Metacarpale II, wie ein seitlicher Schnitt in diesem Stadium zeigt (Fig. 15). Im Stadium III ist das Carpale $^{3 \cdot 4}$ mit dem Carpale $^{1 \cdot 2}$ bereits vollständig verschmolzen (Fig. 17), vom Metacarpale II und III jedoch noch deutlich abgegrenzt. Im nächsten Stadium erfolgt die weitere Vereinigung des Carpale $^{3 \cdot 4}$ mit dem Metacarpale II und III; der Fortsatz des Carpale $^{3 \cdot 4}$ beginnt jetzt mit der Innenfläche des Metacarpale II zu verwachsen. Gleichzeitig vollzieht sich, wie wir es auch beim Carpale $^{1 \cdot 2}$ gesehen haben, eine allmähliche Abplattung des Carpale $^{3 \cdot 4}$, bis es im Stadium VII nur noch die halbe Stärke als im Stadium II besitzt. Sonst erleidet das Carpale $^{3 \cdot 4}$ keine wesentliche Formveränderung mehr.

Noch beim erwachsenen Pinguin ist die Grenze der embryonalen Carpalia distalia in Gestalt einer tiefen Furche, welche quer über den proximalen Teil des Metacarpus verläuft, deutlich zu erkennen; die ehemalige Grenze zwischen den beiden Carpalia distalia läßt sich jedoch nicht mehr nachweisen. Der mit dem Metacarpale II verwachsene Fortsatz des Carpale $^{3 \cdot 4}$ macht sich noch als eine Auftreibung auf der Innenfläche des Metacarpale II geltend, neben welcher die Sehne des Flexor digit. profundus vorbeizieht. Auch der über den ulnaren Rand des Metacarpale III hervorragende Fortsatz des Carpale $^{3 \cdot 4}$ erhält sich noch beim erwachsenen Pinguin.

Wir sehen also, daß der Carpus der Pinguine in den jüngeren

Entwickelungsstadien eine fast vollkommene Homologie mit dem Carpus der Carinaten aufweist. Bei Betrachtung der Abbildungen MORSES, welche den Carpus einiger Carinaten während dessen Entwickelung wiedergeben, fällt sofort die Aehnlichkeit mit dem Aufbau des Carpus, wie ich ihn bei den Pinguinembryonen gefunden habe, auf. Auch der feinere Bau der Carpalia distalia, der von ROSENBERG für das Hühnchen beschrieben wurde, stimmt in vielen Punkten mit dem der Pinguine genau überein. Alle für den Pinguincarpus besonders charakterischen Eigenschaften, wie z. B. das starke Hervortreten des Carpale ulnare, oder die beginnende Verwachsung des Radiale mit dem Ulnare, treten erst sekundär in späteren Entwickelungsstufen auf.

Die Angaben STUDERS über die Lageverhältnisse der Carpalia distalia weichen von meinem Befunde gänzlich ab und sind mir nur als eine Folge oberflächlicher Untersuchung erklärlich.

Ueber die Verknöcherungscentra der Carpalknochen konnte ich mich nicht orientieren, da sich bei den mir zur Verfügung stehenden Stadien noch keine Andeutung von Knochenbildung am Carpus fand.

Der Metacarpus.

Am Metacarpus konnte ich bei den jüngeren Stadien eine Zusammensetzung aus 3 gesonderten Stücken feststellen. Außerdem war noch ein 4. Knorpelstückchen als ein Anhang des ulnarwärts gelegenen Metacarpale erkennbar. Da die Anlage eines 5. Knorpels nicht zu finden war, so kann ich zu einer entscheidenden Lösung der Frage, ob die 4 Stücke dem I.—IV. oder dem II.—V. Metacarpale entsprechen, nichts beitragen. Wie ich bereits erwähnte, wird jetzt fast allgemein bei den Vögeln der Ausfall eines Metacarpale von der ulnaren Seite angenommen. Demnach wären die Metacarpalanlagen des Pinguins dem I. bis IV. Metacarpale des primitiven Handskelettes homolog.

Das Metacarpale I stellt im jüngsten Stadium ein vollkommen isoliertes Knorpelstück von der halben Länge des Metacarpale II dar. Es besitzt eine länglich kegelförmige Gestalt und ist auf dem Querschnitte fast drehrund (Fig. 19—22). Es verläuft parallel der radialen Seite des Metacarpale II, von dem es durch einen breiten Spalt getrennt ist. Das Metacarpale I reicht weiter proximalwärts als das Metacarpale II, seine Basis liegt daher nicht dem Carpale $^{1 \cdot 2}$, sondern dem Carpale radiale gegenüber (Fig. 10). Die radiale Seite ist schwach konvex und ragt über das Niveau des Radiale etwas hervor. Die Basis des Meta-

carpale I liegt ulnarwärts dem Carpale $^{1 \cdot 2}$ gegenüber. Das Metacarpale I verändert sich nur wenig in den folgenden Stadien. Im Stadium III rückt es an das Carpale $^{1 \cdot 2}$ näher heran, während die Annäherung an das Metacarpale II langsamer erfolgt. Das distale Ende ragt jetzt nicht mehr frei hervor, sondern wird durch einen Bindegewebsstrang mit der radialen Seite des Metacarpale II verbunden. Die direkte Anlagerung des Metacarpale I an das Metacarpale II wird dadurch erreicht, daß an letzterem im Stadium IV eine Ausbuchtung entsteht, in welche sich die konvexe ulnare Fläche des Metacarpale I einlegt. Die radialen Ränder des Metacarpale I und II kommen dadurch später in eine gerade Linie zu liegen. Die Verwachsung dieser beiden Metacarpalia vollzieht sich erst sehr spät; im ältesten von mir untersuchten Stadium waren beide noch durch Perichondrium getrennt. Eine vollkommene Vereinigung ist auch beim erwachsenen Tiere noch nicht erfolgt; die Spuren der embryonalen Trennung sind noch in Gestalt einer Furche auf der Innenfläche und einiger punktförmiger Vertiefungen auf der Außenfläche des Metacarpus wahrzunehmen. Der äußere Verbindungsstrang geht später in das Periost des radialen Metacarpusrandes über. An dem proximalen Ende des ausgebildeten Metacarpus ist die schmale Basis des Metacarpale I von dem breiteren, durch die Carpalia distalia gebildeten Teile noch deutlich abgesetzt.

Die Metacarpalia II und III bilden in den jüngeren Stadien 2 isolierte Knorpelstücke von fast rundem Querschnitt. Das Metacarpale III liegt etwas weiter distalwärts als das Metacarpale II und ist bedeutend schwächer als dieses. Das Metacarpale II verläuft in fast gerader Richtung, das Metacarpale III ist dagegen ulnarwärts stark konvex gebogen, so daß das Spatium interosseum im mittleren Teile des Metacarpus an Breite beträchtlich zunimmt (Fig. 10). Auch in späteren Stadien, in denen die Verwachsung der proximalen Enden mit dem Carpale $^{1 \cdot 2}$ und dem Carpale $^{3 \cdot 4}$ beginnt, sind die einander gegenüberliegenden Ränder des Metacarpale II und III sowohl am proximalen wie auch am distalen Ende noch weit von einander entfernt. Im Stadium IV sind die Enden bereits genähert, zeigen aber noch keine Andeutung von Verschmelzung. Inzwischen hat sich das Metacarpale III etwas gestreckt, so daß der Raum zwischen beiden Knochen kleiner geworden ist. Im Stadium VII verlaufen beide Metacarpalia bereits einander parallel, jedoch ist ihre Verschmelzung erst am proximalen Ende eingeleitet (Fig. 18). Die Verwachsung ist, wie wir beim ausgewachsenen Metacarpus gesehen haben, eine ziemlich aus-

gedehnte; das Spatium interosseum wird dadurch zu einem schmalen Spalt reduziert. Die embryonale Trennnng ist auch jetzt noch am distalen Ende des Metacarpus durch eine tiefe Furche auf der Außenseite angedeutet.

Die Abflachung der im Querschnitt ursprünglich runden Metacarpalia erfolgt erst in älteren Stadien und geht sehr langsam vor sich. Im Stadium VII ist die Abplattung noch keineswegs so stark wie beim erwachsenen Vogel ausgesprochen (Fig. 16).

Außer diesen 3 noch im ausgebildeten Zustande erkennbaren Metakarpalia, fand ich am Metacarpale III noch eine kleine Knorpelanlage, welche nach Lage und Form dem von Rosenberg und Parker als Metacarpale IV gedeuteten Knorpel entspricht. Ich konnte das Stück infolge seiner geringen Dimensionen nur auf Querschnitten deutlich erkennen. Es stellt im Stadium II einen ellipsenförmigen kurzen Knorpel dar, welcher unterhalb des Carpale $^{3 \cdot 4}$ auf der Außenfläche des Metacarpale III gelegen ist. In jungen Stadien war es noch selbständig und durch Bindegewebe vom Metacarpale III getrennt (Fig. 20). Im Stadium IV begann bereits eine Verschmelzung des basalen Teiles mit dem Metacarpale III, welche zunächst nur an der radialen Seite erfolgte (Fig. 21). Im ältesten Stadium waren Metacarpale III und IV bereits vollkommen verschmolzen (Fig. 22); beide bildeten eine einheitliche Knorpelmasse. Beim erwachsenen Pinguin ist die Anlage des Metacarpale IV nicht mehr angedeutet.

Auch von sekundären Teilen des Metacarpus, wie sie von Parker für die Vögel beschrieben wurden, konnte ich im Stadium I einen kleinen runden Fortsatz an der ulnaren Seite des Metacarpale II wahrnehmen, welcher das Spatium interosseum überbrückt (Fig. 27). In älteren Stadien war dieser Fortsatz bereits verschwunden. Er dient wahrscheinlich nur zur Insertion des M. abductor metacarpi.

Einen überzähligen Knorpel an der radialen Seite des Metacarpale I, welcher bei den Vögeln während der Entwickelung bisweilen vorkommt und von Kehrer als ein „Präpollex“ gedeutet wurde, vermochte ich beim Pinguin nicht nachzuweisen.

Die Verknöcherung des Metacarpus beginnt im Stadium II, in welchem Metacarpale II und III im mittleren Teile eine dünne Knochenrinde erkennen lassen. Im Stadium VII sind sie mit Ausnahme ihrer Enden bereits vollständig knöchern. Das Metacarpale I verknöchert ebenfalls selbständig, jedoch tritt die Knochenbildung sehr spät auf. Im ältesten Stadium zeigte der mittlere Teil erst eine sehr dünne Knochenschale.

Der Metacarpus der Pinguine entspricht also ebenfalls während seiner Entwickelung sowohl in der Zahl als auch in der Form der an seinem Aufbau beteiligten Stücke dem Metacarpus eines flugfähigen Vogels. Die eigenartige, von den Flugvögeln stark abweichende Gestalt des Metacarpus macht sich erst allmählich in den älteren Entwickelungsstufen, teilweise auch erst nach dem Ausschlüpfen geltend.

Die Phalangen.

Im allgemeinen besitzt die Hand der Vögel embryonal mehr Phalangenglieder als im ausgebildeten Zustande, und zwar wurden bei den Fliegern meistens am Metacarpale I 2, am Metacarpale II 2—3 und am Metacarpale III 2 Phalangenglieder gefunden, Beim Pinguin konnte ich jedoch auch im jüngsten Stadium nur die Phalangenzahl, die wir beim erwachsenen Vogel antrafen, feststellen. Das Metacarpale I wies keine Spur von Phalangenbildung auf, am 2. waren 2, am 3. nur 1 Phalanx zu erkennen. Nur die Form der Phalangen erfährt im Laufe der Entwickelung eine Aenderung, da dieselben in jüngeren Stadien, wie alle Knochen des Flügels, einen runden Querschnitt aufweisen (Fig. 23) und sich erst im Laufe der weiteren Entwickelung abplatten. Der Fortsatz an der Basis der Phalanx des 3. Fingers, welcher zum Ansatz der Sehne des Flexor digiti III dient, ist im Stadium I und II nicht vorhanden. Derselbe legt sich erst in späteren Stadien, gleichzeitig mit dem Sesambeine des Carpale ulnare an. Die Verknöcherung der Phalangen erfolgt etwas später als die der Metacarpalia, wie dies auch bei anderen Vögeln anzutreffen ist, und zwar beginnt sie an der Grundphalanx des Index, erst später an der 2. Phalanx dieses Fingers und am 3. Finger.

Es scheinen jedoch auch beim Pinguin, wie bei den anderen Vögeln, am 3. Finger 2 Phalangen angelegt zu werden. Denn Studer, welcher einen noch jüngeren Embryo untersuchte, beschreibt am 3. Finger, welcher in diesem Stadium an Länge dem 2. gleichkommen soll, 2 Phalangenglieder, welche in späteren Stadien miteinander verwachsen.

Radius und Ulna.

Da der anatomische Bau der Knochen des mittleren und proximalen Flügelabschnittes, also des Radius und der Ulna, wie auch des Humerus beim erwachsenen Pinguin vom Vogeltypus stark abweicht, so dürfte es angezeigt sein, auch die Entstehungsweise dieser Knochen näher zu prüfen.

Im Stadium I sind Radius und Ulna noch vollkommen knorplig und besitzen große Aehnlichkeit mit denjenigen eines Carinaten. Abgesehen von dem fast runden Querschnitte (Fig. 24) beträgt ihre relative Breite etwa nur die Hälfte der ausgebildeten Knochen. Am Radius ist der scharfe Kamm an der Außenseite, in welchem der Sulcus für den M. extensor radialis longus gelegen ist, noch nicht vorhanden. Demgemäß fehlt auch die tiefe Ausbuchtung für den Ansatz des M. brachialis inferior. Noch im Stadium II und III behält der Radius diese Form bei. Am äußeren Rande des Radius tritt jetzt eine Lage von zellreichem Bindegewebe auf, welches den Radius gewissermaßen überdacht. Im Stadium V erscheint in diesem Bindegewebe eine Einlagerung von Knorpelsubstanz, und zwar zuerst am proximalen Teile an der Ansatzstelle des Brachialis inferior (Fig. 28). In älteren Stadien wird der ganze Bindegewebsstreifen knorplig und bildet später den scharfen Kamm an der Außenseite des Radius. Seine Entwickelung erfolgt, erst, nachdem der eigentliche Körper des Radius bereits in seiner Diaphyse verknöchert ist. Die Verknöcherung dieses Knorpels und seine Verwachsung mit dem Radius konnte ich, da mir ältere Stadien fehlten, nicht weiter verfolgen. Wir haben es hier mit einer sehr merkwürdigen Zusammensetzung des Radius aus zwei getrennten Knorpelanlagen zu tun, welche nur damit zu erklären ist, daß die Vorderextremität der Pinguine ursprünglich den Bau des Flügels eines Carinaten aufweist und alle diejenigen Eigenschaften, welche der Flügel des Pinguins als ein Ruderorgan besitzen muß, erst sekundär ausgebildet werden. So ist auch der Kamm des Radius eine sekundäre Bildung, welche bezweckt, dem Ruder eine scharfe Kante zu verschaffen.

An der Ulna, welche in ihrer Form anfangs dem Radius sehr ähnlich ist, sehen wir im Stadium I noch nichts von der Anlage eines Olecranon (Fig. 10). Die Sehnen des Triceps setzen in diesem Stadium im mittleren Teile der Ulna an. Im Stadium III weisen die Enden dieser Sehnen bereits Einlagerung von Knorpelsubstanz auf, welche im Stadium V proximalwärts mit dem Epiphysenknorpel der Ulna verschmolzen ist (Fig. 28). Im Stadium VI hat das Olecranon schon seine definitive Form fast erreicht und stellt einen platten dreiseitigen Knorpel dar, welcher proximal weit hervorragt, distal dagegen schräg in den Körper der Ulna übergeht. Im distalen Bereiche ist das Olecranon mit der Ulna noch nicht verbunden, sondern liegt noch der bereits verknöcherten Diaphyse auf. Die Anlage des Olecranon erfolgt also früher als die des Radiuskammes, da ein Olecranon auch den Fliegern zukommt.

Die Abplattung des Radius und der Ulna erfolgt erst in späteren Stadien. Noch im ältesten Stadium waren beide Knochen etwa doppelt so dick als beim erwachsenen Vogel.

Die Verknöcherung beginnt zu derselben Zeit wie die der Metacarpalia. Im Stadium IV sind die Diaphysen fast vollständig verknöchert.

Der Humerus.

Ueber die Entwickelung des Humerus ist nur wenig zu sagen, da dieser aus einer einheitlichen knorpligen Anlage hervorgeht. In jungen Stadien kommt er ebenfalls dem Humerus eines Fliegers sehr nahe, da er eine schlanke Form mit fast rundem Querschnitt besitzt (Fig. 25). Die beiden Furchen für die Sesambeine sind noch nicht ausgeprägt, der Processus lateralis ist lang ausgezogen und nach der Innenfläche des Humerus zu etwas umgebogen, wie dies bei den Fliegern meistens anzutreffen ist (Fig. 26). Die Abplattung erfolgt, besonders im mittleren Teile, sehr spät. Die Furchen für die Sesambeine sind erst im Stadium V bemerkbar, da erst zu dieser Zeit die Sesambeine sich knorplig anzulegen beginnen. Die Verknöcherung des Humerus hält mit der des Radius und der Ulna gleichen Schritt.

An der Muskulatur des Flügels tritt die Reduktion zu Sehnensträngen bereits vor der Umbildung des Skelettes ein. Einige Muskeln, durch deren Fehlen der Flügel des erwachsenen Pinguins besonders gekennzeichnet ist, lassen sich noch bei älteren Embryonalstadien nachweisen. So fand ich im Stadium II auf Querschnitten an der Innenfläche des Humerus in der Nähe seines radialen Randes die Anlage eines schwachen Muskelbündels, welcher, wie ich auf weiter distalwärts liegenden Schnitten verfolgen konnte, über den Brachialis inferior hinwegzog und neben diesem am Radius ansetzte. Proximalwärts konnte ich den Muskel nicht weiter verfolgen, da die Extremitäten am Caput humeri vom Schultergürtel abgetrennt waren. Diese Muskelanlage dürfte ihrer Lage nach einem Biceps entsprechen. In späteren Stadien wird sie gänzlich rückgebildet. Auch von den Daumenmuskeln, welche, wie oben erwähnt, beim erwachsenen Pinguin fehlen, fand ich in jüngeren Stadien, bei denen das Metacarpale I noch frei endigt, die Anlage eines Abductor pollicis, welcher vom distalen Ende des Radius nach der radialen Seite des Metacarpale I hinzog (Fig. 28 *Abd. p*). Auch dieser Muskel verschwindet in den älteren Stadien.

Schlußwort.

Die Entwickelung der Vorderextremität der Pinguine hat also gezeigt, daß dieselbe in frühembryonaler Zeit dem Flügel eines Carinaten fast in jeder Hinsicht gleichkommt. Besonders am Carpus und Metacarpus war eine vollkommene Homologie mit den Fliegern nachzuweisen. Da die Verschmelzung der Carpal- und Metacarpalknochen beim Pinguin in weit ausgedehnterem Maße als bei den Flugvögeln erfolgt, so ist es erklärlich, daß die einzelnen Teile nur in jüngeren Stadien, als dies bei den Fliegern der Fall ist, diskret anzutreffen waren. Die Umbildung des Flügels zu einem Ruder erfolgte jedoch erst in späten Embryonalstadien, indem sämtliche Knochen der Extremität ihre rundliche Form sehr lange beibehielten. Es kann also auf Grund dieser Entstehungsweise der Vorderextremität kein Zweifel mehr bestehen, daß ihre Rudergestalt nicht, wie v. Menzbier annimmt, ererbt, sondern durch Anpassung nachträglich erworben ist, und daß demnach die Pinguine von flugfähigen Vorfahren abstammen müssen. Es ist daher ausgeschlossen, daß sie sich frühzeitig vom Stammbaume der Vögel abgezweigt haben, oder, wie Owen annimmt, eine Uebergangsstufe der Reptilien zu den Vögeln bilden. Ihre Isolierung und die damit verbundene Aenderung ihrer Lebensweise kann also nicht in weit zurückliegenden Perioden, sondern muß erst in späterer Zeit, als die Flugvögel bereits zu voller Entwickelung gelangt waren, erfolgt sein. Hierfür spricht auch die geologische Tatsache, daß Reste von Carinaten bereits in der Kreide, die Reste eines fossilen Pinguins (Palaeeudyptes) erst im Miocän gefunden wurden. So glaube ich hinreichend bewiesen zu haben, daß die Pinguine, was ihre systematische Stellung anbelangt, zu den Carinaten gehören und diesen nicht als eine besondere Klasse gegenübergestellt werden dürfen.

Zum Schlusse bleibt mir noch die angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Chun, für die gütige Zuweisung dieser Arbeit und Ueberlassung des Materials, sowie Herrn Prof. zur Strassen und Herrn Dr. Woltereck für die freundliche Unterstützung während der Arbeit meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Literaturverzeichnis.

v. Baer, Ueber das äußere und innere Skelett. Meckels Archiv, Jahrg. 1826.

— Ueber Entwickelungsgeschichte der Tiere, Königsberg 1828, 1837.

Baur, A second phalanx in the third digit of a carinate birds wing Science, New York 1885.

— Dinosaurier und Vögel. Morphologisches Jahrb., Bd. X, 1885.

Blanchard, Organisation du règne animal. Oiseaux. Paris.

Born, Carpus und Tarsus der Saurier. Morphologisches Jahrb., Bd. II, 1876.

Brandt, Beiträge zur Kenntnis der Naturgeschichte der Vögel. Mém. de l'acad. Imp. de Sciences St. Pétersbourg, T. III, 1840.

Cuvier, Recherches sur les ossements fossiles, Paris 1835—1836.

— Leçons d'anatomie comparée, Teil I, Paris 1835.

Dames, Ueber Archaeopteryx. Paläontologische Abhandlungen, Berlin 1884.

Filhol, Observations relatives aux caractères ostéologiques de certaines espèces d'Eudyptes et de Spheniscus. Bull. Soc. Philom., T. VII, Sér. 6, 1882.

Fürbringer, Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, Jena 1888.

Gadow, Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. VI: Vögel. Leipzig 1891.

Gegenbaur, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. I. Carpus und Tarsus. Leipzig 1864.

— Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Bd. I, Leipzig 1898.

— Zur Gliedmaßenfrage. Morphologisches Jahrb., Bd. V.

Geoffroy, Sur les manchots (Aptenodytes). Millins Mag. encycl., Paris 1797.

Gervais und Alix, Ostéologie et myologie des manchots. Journal de Zoologie, T. VI, 1877.

Giebel, Patella brachialis bei Säugetieren und Vögeln. Zeitschrift für ges. Naturwissenschaften, 1879.

Huxley, A manual of the anatomy of vertebrated animals, London 1871.

Kehrer, Beiträge zur Kenntnis des Carpus und Tarsus. Bericht der naturwissenschaftl. Gesellschaft, Freiburg 1880.

Lewin, Ueber die Entwickelung des Schnabels von Eudyptes chrysocome, Jena 1902.

Männich, Beiträge zur Entwickelung der Wirbelsäule von Eudyptes chrysocome, Jena 1902.

Meckel, System der vergleichenden Anatomie. II. Teil, 2. Abteilung, Halle 1825.
v. Menzbier, Vergleichende Osteologie der Pinguine in Anwendung zur Haupteinteilung der Vögel. Bull. Soc. Imp. des Naturalistes de Moscou, 1887.
Milne-Edwards, Recherches anat. et paléont., pour servir à l'histoire des oiseaux fossiles de la France, T. I, Paris 1867—68.
Morse, On the Carpus and Tarsus of birds. Annals Lyc. Nat. Hist. New York, Vol. X, 1874.
Owen, On the Archaeopteryx. Philos. Transact. London, 1864.
— On the anatomy of Vertebrates, Vol. II, London 1866.
Perker, On the secondary carpals, metacarpals. Proc. Roy. Soc., 1888.
— On the structure and developement of the wing in the common Fowl. Philos. Transact. of the Royal Society of London, 1888.
Reid, Anatomical description of the Patagonian Penguin. Proc. Zool. Soc. London, 1835.
Rosenberg, Ueber die Entwickelung des Extremitätenskelettes bei einigen durch Reduktion ihrer Gliedmaßen charakterisierten Wirbeltieren. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. XXIII, 1873.
Schöpss, Beschreibung der Flügelmuskeln der Vögel. Meckels Archiv f. Anatomie u. Physiologie, Leipzig 1829.
Studer, Bericht über die Expedition S. M. S. „Gazelle". Zoologie, Bd. III, 1899.
Tiedemann, Anatomie und Naturgeschichte der Vögel. Zoologie, Bd. II, Heidelberg 1810.
Watson, Report on the anatomy of the Spheniscidae. Report of the voyage S. M. S. „Challenger". Zoologie, Vol. VII, 1883.
Wiedersheim, Grundriß der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Jena 1898.
— Das Gliedmaßenskelett der Wirbeltiere, Jena 1892.
Zehntner, System der vergleichenden Anatomie, II. Teil, 2. Abteilung, Halle 1825.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXIV.

Fig. 1. Schultergürtel. *Co.* Coracoid, *Sc.* Scapula, *Cl.* Clavicula, *F.gl.* Fossa glenoidalis, *Labr.gl.sc.* Labrum glenoidale scapulare, *Labr.gl.cor.* Labrum glenoidale coracoideum.

Fig. 2 u. 3. Coracoid. *Pr.m.p.* Processus medialis posterior, *Pr.m.a.* Processus medialis anterior, *Pr.l.* Processus lateralis, *Acrc.* Acrocoracoid.

Fig. 4. Scapula. *Acr.* Acromion.

Fig. 5. Clavicula. *P.sbcr.* Pars subcoracoidea. *P.acr.* Pars acrocoracoidea, *P.spcr.* Pars supracoracoidea.

Fig. 6 u. 7. Skelett der Vorderextremität (Innen- und Außenfläche). *H.* Humerus, *R.* Radius, *U.* Ulna, *r.* Carpale radiale, *u.* Carpale ulnare, *mc.I* u. *II.* Metacarpale I u. II, *mc.III.* Metacarpale III, *Ph.* Phalangen, *T.l.* Tuberculum laterale, *T.m.* Tuberculum mediale, *Cr.l.* Crista lateralis, *Cr.m.* Crista medialis, *Inc.c.* Incisura collaris, *Tr.r.* Trochlea radialis, *Tr.u.* Trochlea ulnaris, *S.s.a.* Sulci supratrochleares anconaei, *F.s.* Fovea supratrochlearis, *Ol.* Olecranon.

Fig. 8. Muskulatur des Flügels (Innenfläche). *Sprc.* Supracoracoideus, *Cb.* Coracobrachialis, *P.m.* Pectoralis minor, *Dl.* Deltoides major, *T.p.l.* Tensor patagii longus, *T.I—IV* Triceps I—IV, *B.i.* Brachialis inferior, *F.c.u.* Flexor carpi ulnaris, *F.s.d.* Flexor sublimis digitorum, *F.p.d.* Flexor profundus digitorum, *Pr.* Pronator longus et brevis, *Abd.i.* Abductor indicis, *F.d.III.* Flexor digiti minimi, *F.m.b.* Flexor metacarpi brevis.

Fig. 9. Muskulatur des Flügels (Außenfläche). *Lt.d.* Latissimus dorsi, *Cu.* Cucullaris, *Isp.* Infraspinatus, *Ssp.* Suprapinatus, *T.I.II.IV* Triceps I, II, IV, *Dl.* Deltoides major, *Dl.m.* Deltoides minor, *Sup.* Supinator, *E.m.r.l.* Extensor metacarpi radialis longus, *E.m.r.b.* Extensor metacarpi radialis brevis, *E.d.c.* Extensor digitorum communis, *E.i.p.* Extensor indicis proprius, *Abd.m.* Abductor metacarpi.

Tafel XXV.

Fig. 10—28. Längs-, Quer- und Seitenschnitte durch die Vorderextremitäten verschiedener Embryonalstadien. *H.* Humerus, *R.* Radius, *U.* Ulna, *r.* Carpale radiale, *u.* Carpale ulnare, $c.^{1\cdot 2}$ Carpale distale I+II, $c.^{3\cdot 4}$ Carpale distale III+IV, *c.* Centrale, *i.* Intermedium, *mc.I—IV* Metacarpale I—IV, *B.* Biceps, *Abd.p.* Abductor pollicis.

Fig. 29 u. 30. Embryonale Skelette der Vorderextremität im Stadium I und V (Rekonstruktion).

(Aus dem zoologisch-vergleichend-anatomischen Institut der Universität Zürich.)

Ueber den feineren Bau der Blutgefässe der Rhynchobdelliden

mit besonderer Berücksichtigung des Rückengefässes und der Klappen.

Von

Emily Arnesen.

Hierzu Tafel XXVI—XXVIII.

Das obige Thema empfing ich gleich nach meiner Ankunft in Zürich Juni 1902 von meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. LANG.

Das Material wurde mir teils durch Herrn Prof. LANGS Vermittelung von der zoologischen Station in Neapel zugesandt (Branchellion torpedinis und Pontobdella muricata), zum Teil wurde es durch die Fürsorge des Herrn Dr. C. HESCHELER, Assistenten am zoologischen Laboratorium, aus der Umgegend von Zürich verschafft (Glossiphonia marginata, heteroclita, complanata und Piscicola geometrica). Eine Form — junge Exemplare von Hämenteria Ghiliani — stammt aus Herrn Prof. LANGS eigener Sammlung. Diese aber — alte Spiritusexemplare — eigneten sich weniger zu histologischen Untersuchungen. Immerhin waren sie doch brauchbar.

Das aus Zürich gebrachte Material wurde von mir selbst fixiert teils in kaltem, teils in heißem wässerigen oder alkoholischen Sublimat, was in sämtlichen Fällen guten Erfolg erzielte.

Die lebhaften Glossiphonien wurden in der Regel zuerst mit kohlensaurem Wasser betäubt, wenn sie in kaltem Sublimat fixiert wurden. Wurden sie dagegen mit heißem Sublimat fixiert, war dies kaum nötig, denn das Reagens tötete momentan, so daß sie keine Zeit hatten, sich zu kontrahieren.

Von dem aus Neapel erhaltenen Material waren die größeren Formen sehr schön in Sublimat, die kleineren in FLEMMINGscher Flüssigkeit fixiert. Von sämtlichen Formen wurden mehrere Serien von Sagittal-, Horizontal- und Querschnitten angefertigt. Unter den Färbungsmethoden gab VAN GIESONS Bindegewebsfärbung (nach HANSEN) mit Hämatoxylin oder Hämalaun als Kernfärbung gute Resultate, weshalb diese Methode sehr oft angewandt wurde.

Außerdem wurden Eisenhämatoxylin, die Doppelfärbungen Boraxkarmin-Pikrinsäure, Hämatoxylin-Eosin etc. auch viel verwandt. Für die in FLEMMINGscher Flüssigkeit fixierten Objekte wurde Safranin gebraucht.

Einige spezielle Nervenfärbungsmittel wurden versucht, aber ohne großen Erfolg.

Von Pontobdella konnten nur Präparate von den kleinsten Exemplaren angefertigt werden, da der Darminhalt der größeren zu einer so harten Masse koaguliert war, daß sie sich nicht, ohne zu zerreißen, mit dem Mikrotommesser schneiden ließen.

Für wertvolle Ratschläge in Betreff des technischen Teiles meiner Arbeit bin ich Herrn Dr. CARL HESCHELER zu großem Dank verpflichtet. Besonderen Dank schulde ich Herrn Prof. LANG für die vielfache Förderung und gütiges Interesse, das er meiner Arbeit zu teil werden ließ.

Zuletzt sei es mir auch gestattet, an dieser Stelle dem akademischen Kollegium in Kristiania für das Stipendium, welches es mir im vorigen Jahre für zoologische Studien an einer ausländischen Universität gewährte, meinen Dank auszusprechen.

Literaturangaben früherer Untersuchungen über das Blutgefäßsystem der Hirudineen.

Die gefäß- oder lakunenartige Entwickelung der Leibeshöhle hat den Forschern große Schwierigkeiten geboten, ins Klare über die Verhältnisse derselben zu dem Blutgefäßsystem zu kommen.

Teile cölomatischer Natur sind für echte Gefäße gehalten worden — oder die beiden Systeme sind im großen und ganzen verwechselt worden, bis schließlich vornehmlich durch WHITMANS, OKAS und JOHANSSONS Arbeiten alle Teile cölomatischer Natur vom Blutgefäßsystem scheinbar endgültig eliminiert worden sind.

Oefters ist eine Kommunikation zwischen Zirkulationssystem und Leibeshöhlensystem behauptet, bestritten und wiederum behauptet worden, bis die erwähnten Verfasser wieder zuletzt eine solche Kommunikation in Abrede stellen.

Ich gehe näher auf die Literaturübersicht ein:

Die ältesten Beschreibungen stammen aus den 30—40er Jahren. Die wichtigsten sind von LEO, dem Entdecker der Klappen (1835) von FILIPPI, LEYDIG und BUDGE. Die Arbeiten der drei letzten erschienen alle 1849. FILIPPI behandelt Hämenteria

Leydig Piscicola und Glossiphonia (Clepsine) — später, 1851 behandelt er auch Branchellion und Pontobdella — und Budge behandelt Clepsine bioculata.

Von diesen Arbeiten ist die von Leydig die für spätere Forschungen grundlegende, indem er der erste ist, der ein Lakunensystem von einem Blutgefäßsystem bestimmt unterschieden hat. Nach ihm soll das Lakunensystem aus einer Medianlakune bestehen, welche durch Queranastomosen mit zwei seitlichen Lakunen verbunden ist. Er läßt aber das Rückengefäß sich frei in die Medianlakune öffnen.

Budge, dessen Arbeit kurz nachher erschien, verwechselte wieder die beiden Systeme und hat keine Medianlakune beobachtet (s. seine Fig. 24, Taf. II op. cit.). Er hat aber seine Aufmerksamkeit mehr auf die Verhältnisse in der Intestinalregion gelenkt als die früheren, wie später zu erörtern sein wird.

In den 50er und 60er Jahren haben Quatrefages (1852), Kupffer (1864), Leuckart (1863) und Bidder (1868) Beiträge auf diesem Gebiete geliefert.

Von spezieller Bedeutung sind Kupffers Beobachtungen über die Klappen (bei Piscicola), die er für blutbereitende Organe hält. Leuckart berücksichtigt die Histologie der Gefäße mehr als die früheren Forscher außer Leydig.

In Betreff der Frage über die Kommunikation zwischen Gefäß- und Leibeshöhlensystem kommt er zu keinem bestimmten Resultate. Bidders Untersuchungen liefern nichts Neues — ja kommen nicht einmal so weit wie Leydig und Budge.

Es war erst Whitman (1878), der unsere Kenntnisse wieder einen bedeutenden Schritt weiter führte. Wie man an seiner Fig. 56, Taf. XIII op. cit. sieht, gibt das Dorsalgefäß im Vorderkörper drei paarige Aeste und einen unpaarigen pharyngealen Ast ab. Letzterer gabelt sich gleich vor den Augen in 2 Cephaläste. Hinten bildet das Dorsalgefäß einen Analring, von dem aus das Blut durch 7 Saugnapfschlingen in das Bauchgefäß hineinströmt. Whitman ist der erste, der mit Bestimmtheit hervorgehoben hat, daß das Blutgefäßsystem geschlossen ist. Die Verhältnisse des Dorsalgefäßes in der Intestinalregion hat er aber nicht berücksichtigt — er läßt das Rückengefäß einfach über den Darm hinziehen.

In den 80er Jahren erschienen mehrere Arbeiten über Hirudineen: Hoffmann (1880), Bourne (1884), Saint Loup (1885), Jaquet (1886), Nusbaum (1886), Apathy (1888), Shipley (1888) und Bourne (1888).

Von diesen Verfassern hat HOFFMANN (1880) wiederum das Blutgefäßsystem mit dem Lakunensystem verwechselt. Den „median Sinus WHITMANS“ hat er nicht finden können — und kann überhaupt mit WHITMANS Beschreibung des Lakunensystems nicht einig gehen. Er kann nämlich nicht die Seiten„gefäße“ und „die in jedem Körpersegment vorhandenen transversalen Aeste“ zu dem Lakunensystem rechnen, da sie eigene Wandungen haben. In histologischer Hinsicht hat er nur die Klappen beobachtet und hat WHITMANS Beschreibung derselben „nichts beizufügen“ (p. 56). Das Lakunensystem kann er außerdem noch nicht als Reste der Leibeshöhle ansehen, denn als solche kann er nur „die Höhlen betrachten, welche durch Spaltung der Dissepimente entstehen“.

BOURNE, der Pontobdella, Piscicola, Glossiphonia (Clepsine) und Branchellion beschrieb, stimmt in seinen Hauptresultaten mit WHITMAN überein. Er hat seine Aufmerksamkeit mehr als letzterer auf die Intestinalregion gelenkt, ist aber zu keinem positiven Resultate gekommen.

Trotzdem er keine direkte Verbindung zwischen Blutgefäßsystem und Sinussystem hat nachweisen können, ist er doch geneigt zu glauben, daß eine solche existiere, denn „the blood presents similar characters in vessels and sinuses“.

SAINT LOUP (1885), der Hirudo medicinalis, Aulostoma, Clepsine (Glossiphonia), Batrachobdella, Astacobdella untersucht hat, hat weder die Verhältnisse des Dorsalgefäßes in der Intestinalregion noch die Histologie desselben berücksichtigt. Seine Befunde über Clepsine (Glossiphonia) resumiert er folgendermaßen: „Chez les clepsines, les vaisseaux latéraux sont des sinus en communication par des canaux anastomiques transverses. Le système dorso-ventral est complètement différencié du premier. Il n'y a pas de réseau variqueux, les éléments caractéristiques de ce réseau ou globules jaune brun sont disséminés dans le parenchyme du corps.

Nous avons donc, dans certains cas, un système circulatoire-lacunaire représenté simplement par la cavité du corps qui contient le liquide sanguin; dans d'autres cas, une différenciation tendant à constituer à la fois un appareil de circulation et un appareil à respiration; enfin, des exemples de la formation d'un système circulatoire seul, l'appareil de respiration n'étant pas différencié de la cavité du corps“ (p. 75).

JAQUET (1886) hat durch seine Injektionsversuche viel mehr

Verwirrung als Klarheit in das Verhältnis zwischen Blutgefäßsystem und Sinussystem von neuem hereingebracht.

Nusbaum (1886) ist der einzige, welcher genauere Untersuchungen über die Entwickelung des Blutgefäßsystems der Hirudineen angestellt hat.

Er beschreibt seine Befunde folgendermaßen: „Les deux vaisseaux apparaissent sous forme de deux cordons cellulaires pleins, impairs, l'un situé au milieu de la paroi ventrale du tube digestif, l'autre au milieu de sa paroi dorsale. Le vaisseau dorsal représente la partie différenciée du feuillet splanchnique du mesoderme; quant au vaisseau ventral, je ne le peux dire avec certitude . . ." (p. 27).

Er scheint der Ansicht zu sein, daß das Gefäßsystem aus einer soliden Anlage entsteht, denn er sagt: „Dans chaque cordon plein, apparu de cette manière, il se différencie ensuite un cordon cellulaire central et une couche externe de cellules, séparée du cordon par une membran sans structure, mince, mais distinctement visible. La couche externe de cellules forme la paroi du vaisseau, après qu'elles se sont fusionnées en une seul couche protoplasmique pourvue des noyaux; les cellules du cordon central en partie se desagrègent, en partie se transforment en corpuscules sanguins, qui remplissent la cavité du tube" (p. 27).

Shipley (1888) scheint Bournes Vermutung, daß eine Kommunikation zwischen beiden Systemen existiere, für zutreffend zu halten. Er sagt nämlich: „Besides the direct communications which exist in the Rhynchobdellidae there is a communication by means of the botryoidal tissue, which is seen at its best in the Gnathobdellidae" (p. 215).

Von den neueren Arbeiten sind die wichtigsten die von Bürger (1894), Oka (1894 u. 1902), Bolsius (1896), Johansson (1896 u. 1898), Kowalevsky (1896, 1897 u. 1899), Cuénot (1891 u. 1897), Goodrich (1899) und A. Graf (1899).

Durch Okas und Johanssons Arbeiten werden die früheren Angaben — hauptsächlich so wie sie von Budge, Bourne und speziell Whitman vorliegen — bestätigt oder korrigiert. Der Hauptsache nach werden Whitmans Beobachtungen bestätigt. Was neu hinzukommt, ist die von Oka gemachte Entdeckung eines Paares von Schlundgangliongefäßen. Das Wichtigste aber, was diese Verfasser konstatiert haben, ist, daß es in der Intestinalgegend einen „Blutsack" (Oka) oder eine „Darmlakune" (Johansson) gibt. In betreff der Frage, ob eine Kommunikation

zwischen Gefäß- und Sinussystem bestehe, sprechen beide bestimmt die Ansicht aus, daß keine solche vorhanden ist; denn, wie Oka sagt, der Umstand, „daß die Blutflüssigkeit von der Lakunenflüssigkeit durch die verschiedene Färbung zu unterscheiden ist, spricht für die Unwahrscheinlichkeit einer solchen Kommunikation".

Bolsius (op. cit.) beschreibt ein neues Organ bei Hämenteria officinalis, „glande impaire", das später von Kowalevsky (1899) als Herz gedeutet worden ist. Kowalevsky (op. cit.) beschreibt außerdem noch eine Glande lymphatique bei Hämenteria costata. Dies ist ein „ganglienförmiges" Gebilde am Rückengefäß, welches oberhalb des Rüssels zwischen 3. und 4. Ganglion liegt. Nach vorn gibt es 3 Aeste ab. Hinten mündet das aus dem Herzen kommende Rückengefäß hinein. (In betreff seiner Ansichten über die Verhältnisse in der Intestinalgegend siehe p. 797/798.) Schon 1896 war Kowalevskys Arbeit über Acanthobdella pelidina erschienen. Das Blutgefäßsystem dieser Form, findet er, nähert sich sehr demjenigen der Oligochäten. In seinen biologischen Studien über Clepsine (Glossiphonia, 1897) konstatiert er nach seinen Injektionen mit alkoholischem Karmin, daß der Inhalt in den Blutgefäßen sich stark rot tingiert, während der Inhalt im Lakunensystem sich entweder gar nicht oder schwach färbt. Weiter bestätigt er, daß der Inhalt des letzteren stark alkalisch reagiert. Schließlich unterscheidet er bestimmt zwischen zweierlei Zellenformen, welche sich im Lakunensystem finden, nämlich les leucocytes und les cellules acides; letztere bilden ursprünglich eine Cölomepithelbekleidung, während erstere frei beweglich sind.

1891 und 1897 macht Cuénot Studien über das Blut, die Blutkörperchen und Lymphdrüsen der Hirudineen.

Die letzte Arbeit (vorläufige Mitteilung) meines Wissens über das Blutgefäßsystem der Hirudineen ist die 1902 von Oka erschienene. Hier vergleicht er das Blutgefäßsystem von 12 Gattungen der 4 Familien: Glossiphonidae, Ichtyobdellidae, Gnathobdellidae und Herpobdellidae und kommt zu dem Resultat: „Ein eigentliches Blutgefäßsystem besitzen nur die Glossiphoniden und Ichtyobdelliden. Dasselbe ist vollkommen geschlossen und ist im allgemeinen wie das Blutgefäßsystem der Chätopoden gebaut. Was man bei Gnathobdelliden und Herpobdelliden Blutgefäße nannte, ist bloß gefäßartige Teile der Leibeshöhle."

Er bestätigt so die schon von Cuénot (1897) ausgesprochene

Meinung. Cuénot hat sich nämlich schon 1897 diesbezüglich geäußert: „Chez les Hirudinées supérieures (Hirudo, Aulostoma, Nephelis), toute trace du système vasculaire a absolument disparu chez l'adulte; par contre, les sinus cavitaires se sont multipliés, ont pris tout à fait une allure de vaisseaux . . ." „on trouve un sinus dorsal, un sinus ventral, enclavant la chaîne nerveuse, deux sinus latéraux contractiles jouant le rôle de cœurs, et de petits sinus renfermant les ovaires, les testicules, les entonnoirs néphridiens etc. Ces sinus ont acquis une paroi disséquable, parfois munie de muscles; les capillaires eux-mêmes ont une parois contractile; enfin c'est tout un vrai appareil vasculaire qui s'est constitué, ne l'oublions pas, tout entier aux dépens du coelome" (p. 459).

Wie aus dieser Uebersicht hervorgeht, sind die Anstrengungen der Forscher wesentlich darauf gerichtet gewesen, dieses Organsystem in allen seinen Teilen — sozusagen — zu entdecken und seinen gröberen anatomischen Bau zu beschreiben. Nur gelegentlich hat man (Leydig, Leuckart, Johansson, Oka) seine Aufmerksamkeit auf die Histologie desselben gelenkt.

Meine Untersuchungen sind dagegen mit spezieller Rücksicht auf letzgenannte Verhältnisse angestellt worden. Besonders ist die feinere Struktur des Rückengefäßes und der Klappen Gegenstand meiner Aufmerksamkeit gewesen. Von den anatomischen Verhältnissen ist nur denjenigen in der Intestinalgegend ein genaueres Studium gewidmet worden, da diese am wenigsten untersucht sind und eine große Bedeutung und aktuelles Interesse gewonnen haben durch Langs soeben erschienene Hämocöltheorie.

Die Histologie der Gefäßwandungen.

Leydig (1849) ist der erste gewesen, welcher histologische Beobachtungen über das Zirkulationssystem gemacht hat. Er sagt, die Wandung des Dorsalgefäßes von Clepsine (Glossiphonia) bestehe aus „einer inneren scharf konturierten Membran, einer kontraktilen Haut und einer zarten, mit nicht eben zahlreich eingelagerten Zellen versehenen Hülle". In ähnlicher Weise äußert er sich über die Verhältnisse bei Piscicola (p. 117, 1849).

Nach Leuckart bestünden die Gefäße aus „einer scharf gezeichneten T u n i c a p r o p r i a, einer bindegewebigen zarten Außenhaut, zwischen denen an dem kontraktilen Rücken-

stamme noch eine vermutlich muskulöse, feinkörnige Zwischenlage hinzieht."

Die nächste Angabe von Wichtigkeit stammt von Oka (1894) und lautet: „Sämtliche Gefäße sind mit einer Wandung versehen. Wo das Gefäß frei in einer Lakune liegt, wird die Wand aus zwei Schichten gebildet, einer äußeren bindegewebigen und einer inneren, epithelialen, während an solchen Stellen, wo das Gefäß der Bindegewebsmasse eingelagert ist, die erstere Schicht natürlich wegfällt" (p. 114). Seine Fig. 29 stellt einen Schnitt durch die Wand einer Kammer dar. Er erklärt die Figur folgendermaßen: „Nach außen sieht man eine dünne Schicht von bindegewebiger Natur, in welche eine Anzahl von Kernen eingelagert ist. Diese Schicht ist nichts anderes, als die Fortsetzung von gewöhnlichem Bindegewebe des Körpers. Weiter innenwärts von dieser Schicht findet sich eine zweite, die eigentliche Wand des Blutgefäßes. Sie ist verhältnismäßig sehr dick und besteht aus Zellen, welche je mit einem großen, runden Kern versehen sind.

In diesen Zellen eingebettet sieht man eine Masse von faseriger Substanz, welche offenbar regelmäßig angeordnet ist und wahrscheinlich die Kontraktion der Kammern verursacht. In der ganzen Länge des Dorsalgefäßes konnte ich keine andere Schicht auffinden, und da es keine besondere Muskelhülle gibt, so scheint es, daß die innere Schicht, d. h. die Wand des Gefäßes selbst kontraktil ist" (p. 114—115 op. cit.).

Johansson (1890a) ist der erste, welcher mit Bestimmtheit angibt, daß die Wandungen des Dorsal- und Bauchgefäßes von Ringmuskelfasern (Ringmuskeltrådar) umfaßt sind, doch ohne näher die Struktur dieser Fasern zu erwähnen. Auch sagt er wenig über die genauere Anordnung dieser Fasern.

1899 hat Graf in seinen Hirudineenstudien, welche Arbeit mir nur in einem Auszug und mit Kopien von den Figuren 3A, 3B und 4 von Herrn Prof. Lang zugänglich gewesen ist — die Histologie der Wandung beschrieben. In diesem Auszug heißt es diesbezüglich: „Die Aufeinanderfolge der Schichten im Dorsalgefäß ist die folgende:

„Zu äußerst eine homogene kutikulare Schicht, in welche die Ringmuskeln eingebettet sind. Darauf folgt eine fibrilläre Schicht, bestehend aus Längsfibrillen, und zu innerst treffen wir die Epithelzellenschicht." Dies sind die wichtigsten Literaturangaben über die Histologie des Gefäßes.

Meine Untersuchungen ergeben folgendes:

Die Wandung der Gefäße besteht aus einer inneren muskulösen und einer mittleren bindegewebigen Schicht, welche nach außen von Cölomepithel (Cellules acides, KOWALEVSKY) bekleidet ist.

Oft ist aber die Muskelschicht in gewissen Teilen des Gefäßsystems nicht zur Ausbildung gelangt. So ist z. B. im Rückengefäß eine Muskelschicht in der Testisregion kaum nachzuweisen. In der Intestinalregion desselben und im Bauchgefäße treten die Muskelzellen diffus auf; letzteres ist nicht, wie so oft von Autoren angegeben wird, ganz unkontraktil. In den Gefäßschlingen kann man die Muskulatur nur an den Ursprungsstellen beobachten.

Das die Außenschicht bildende Cölomepithel ist stellenweise oft ganz verschwunden. Es sieht aus, als ob diese Zellen sich leicht von den Wandungen loslösen, wie schon von BOURNE und KOWALEVSKY beobachtet worden ist. Natürlich tritt diese Außenbekleidung besonders zurück bei denjenigen Formen, wo der Ventral- und Dorsalsinus sehr reduziert ist, also wo die Gefäßwandungen den respektiven Sinuswandungen dicht anliegen, wie z. B. bei Piscicola, Pontobdella und Branchellion. Sie läßt sich jedoch in der Regel in den — stellenweise zwischen Gefäß- und Sinuswandungen ausgesparten — Lücken nachweisen.

Dies Epithel ist bis jetzt nur von KOWALEVSKY (1897) als Außenbekleidung der Gefäße erkannt worden. Er sagt: „. . . sur les troncs nerveux, sur le vaisseau dorsal, sur l'entonnoir etc. elles (cellules acides) se trouvent quelques fois en assez grands nombres les unes auprès des autres et forment un vrai epithelium; ordinairement elles sont isolées comme si une partie de ces cellules était tombée ou détruite."

Hieraus geht hervor, daß die Gefäßwandung gelegentlich auch nur aus einer Schicht bestehen kann, nämlich aus der bindegewebigen Schicht. Zuweilen habe ich aber auch beobachtet, daß, wo die Muskellage besonders dick ist, wie im vorderen Teil des Rückengefäßes, oft streckenweise kein anderes Element bindegewebiger Natur als die bindegewebige Muskelhülle selbst nachgewiesen werden kann. In diesem Falle besteht dann die Wandung nur aus einer Muskelschicht.

OKAS (1894) Angabe, daß „es keine besondere bindegewebige Muskelhülle gibt", kann ich nicht beipflichten. Denn an den meisten Schnitten, welche nach v. GIESONS Färbmethode behandelt wurden, ließ sich deutlich eine lebhaft rot tingierte Linie als innere Begrenzung der Muscularis wahrnehmen, welche von der

gelb gefärbten kontraktilen Rinde der Muscularis scharf zu unterscheiden war.

Es ist aber selten der Fall, daß die Wandung nur aus der Muscularis besteht. Die Bindegewebsschicht ist ziemlich konstant und scheint bei den verschiedenen Formen wesentlich gleichartig ausgebildet zu sein.

Sie besteht aus faserbildenden Bindegewebszellen, deren Fasern einen ziemlich regelmäßigen Längsverlauf haben und so dicht zusammengeflochten sind, daß die ganze Schicht eine ziemlich homogene Struktur bekommt, in welcher sich nur wenige, kleine Kerne zerstreut befinden.

Bei denjenigen Formen, wo die Gefäßwandungen den Sinuswandungen hart anliegen, ist sie doch in den meisten Fällen von dem Bindegewebe der Sinuswandungen deutlich zu unterscheiden. Denn dieses hebt sich sofort durch seine heterogene Struktur ab, welche erstens durch den unregelmäßigen Verlauf der sich nach allen Richtungen hin kreuzenden Bindegewebsfasern und zweitens durch das Vorhandensein anderer als nur faserbildender Bindegewebszellen bedingt wird.

Die Muskelschicht besteht aus Muskelzellen von ursprünglich demselben Typus wie diejenigen im übrigen Körper, d. h. aus großen, röhren- oder spindelförmigen Zellen mit einer dicken, protoplasmatischen Achse und einer verhältnismäßig dünnen Rindenschicht von kontraktiler Substanz. Die Protoplasmaachse besteht (wie bei den Zellen der übrigen Körpermuskulatur) aus sehr feinen körnig-faserigen Längsfäden. Die kontraktile Substanz bildet auf dem Querschnitt dicht stehende, feine Leisten, welche von der Peripherie eine kurze Strecke radiär gegen das Centrum hineinstrahlen. Der rundliche oder ovale Kern ist sehr groß und hat einen meist länglichen, oft gastrulaförmig eingestülpten, sehr bedeutenden Nucleolus, welcher etwas exzentrisch gelegen ist. Der Kern liegt in der Regel in der Mitte der Zelle, welcher Teil gewöhnlich sehr angeschwollen ist und weit ins Lumen des Gefäßes hineinreicht. Oft ist die kontraktile Substanz an dieser angeschwollenen Stelle schwach entwickelt (Fig. 4 u. 5), an einigen Schnitten ist sie sogar kaum zu entdecken. Dagegen gegen die beiden Enden der Zelle zu werden die kontraktilen Leisten dicker, und in den äußersten Spitzen ist kaum eine Protoplasmaachse mehr zu beobachten. Oft ist jede einzelne Muskelzelle von ihrer eigenen Bindegewebshülle umgeben. Oefter aber sind größere oder kleinere

Gruppen oder Reihen von Muskelzellen von einer gemeinsamen Bindegewebshülle eingefaßt, die sich rings um die in der Gruppe zu äußerst gelegenen Zellen zuweilen eine Strecke weit hineinfaltet. Bei den in der Gruppe einander direkt angrenzenden Zellen ist die kontraktile Substanz nicht immer im ganzen Umkreis der Rinde der einzelnen Zellen zur Entfaltung gelangt. Oft sieht man deshalb, daß benachbarte Zellen entweder mit ihrer Protoplasmaachse aneinander anliegen oder nur durch die kontraktile Rinde der einen Zelle voneinander abgegrenzt sind — ganz wie man es in der übrigen Körpermuskulatur wahrnehmen kann (Fig. 2).

Nicht selten sind die Zellen gegen die Enden zu gespalten, in ähnlicher Weise, wie man es in der Regel auch bei der dorsoventralen Muskulatur trifft (Fig. 11d). Die Spaltung kann mehr oder weniger tief sein. Häufig greift sie zu dem angeschwollenen Teil der Zelle hinein, wie es Fig. 11 zeigt. Zuweilen sieht man die Zelle in 2, 3—4 lange Zipfel an jedem Ende ausgezogen. In den äußersten Spitzen dieser Zipfel ist keine Protoplasmaachse zu beobachten. Die Zipfel der verschiedenen Zellen flechten sich oft ineinander und verlaufen oft in der Längsrichtung des Gefäßes, so daß man glauben könnte, man hätte es mit einer selbständigen Längsmuskelfaserlage zu tun — möglicherweise sind auch diese Zipfel der Ringmuskelzellen die „Längsfibrillen" von GRAF. Besonders charakteristisch für die Gefäßmuskelzellen ist, daß sie durch Anpassung an ihre Funktion eine abgeflachte, bandförmige Gestalt angenommen haben — eine Modifikation, wodurch sie sich am meisten von den ausgeprägt cylinderförmigen Muskelzellen des übrigen Körpers abheben.

Was LEYDIG als „innere, scharf konturierte Membran" und LEUCKART als „eine scharf gezeichnete Tunica propria" bezeichneten, scheint mir nach meinen Untersuchungen nichts anderes als die kontraktile Rindenschicht der Muskelzellen selbst zu sein. LEYDIGS „kontraktile Haut" und LEUCKARTS „vermutlich muskulöse, feinkörnige Zwischenlage" wären dann die Protoplasmaachse der betreffenden Muskelzellen.

OKAS angebliches Epithel kann ich nur als Muscularis verstehen. Seine Auffassung von dieser Schicht scheint mir überhaupt sehr unbestimmt (conf. obiges Citat p. 778) zu sein. Seine Fig. 29 wäre nach meiner Ansicht folgendermaßen zu deuten: Der Schnitt habe eine Reihe von dicht nebeneinander liegenden Zellen quer-schief getroffen, welche weder durch eine Bindegewebs-

hülle, noch durch eine ringsum entwickelte kontraktile Rindenschicht deutlich voneinander getrennt sind, so wie ich es an vielen Schnitten in meinen Präparaten gesehen habe. Man versteht am besten, was ich meine, durch den Vergleich mit meinen Fig. 1, 2, 3, 7 u. 8, wo ich speziell Schnitte herausgesucht habe, an welchen die Zellengrenzen einigermaßen nachzuweisen sind.

Die Angabe von Oka (1894), daß ein Epithel als Innenauskleidung der Gefäßwandungen vorhanden sei, ist meines Wissens die einzige derartige Angabe, welche in der Literatur vorliegt, außer Grafs Untersuchungen (1899). Aber, wie schon erwähnt, kann ich das, was Oka (Fig. 29) als Epithel abbildet, nur als Muscularis auffassen. In betreff Grafs Untersuchungen muß ich gestehen, daß seine Angaben (s. p. 778) mir schwer zu deuten sind; denn die Abbildungen, die er in Fig. 3A (Schnitt durch Rückengefäß von Clepsine (Glossiphonia) und Fig. 4 (Oberflächenschnitt durch das Ventralgefäß von Clepsine (Glossiphonia complanata) gibt, entsprechen meinen Beobachtungen durchaus nicht. Weder Johansson noch Kowalevsky erwähnen ein solches Epithel.

Da die Frage von prinzipieller Bedeutung ist für die Auffassung von der Entwickelung des Blutgefäßsystems, wie es aus Langs Theorie über die Phylogenese des Blutgefäßsystems hervorgeht, habe ich den Rat meines hochverehrten Lehrers befolgt und eine konzentrierte Aufmerksamkeit diesem Punkte gewidmet.

Es ist mir mit den verschiedenen angewandten Reagentien nicht möglich gewesen, ein Epithelium nachzuweisen. Wohl sieht man hier und da innerhalb der Muscularis kleine Zellen mit Kernen, die ein Epithelium vortäuschen könnten. Das scheinen aber bei genauerer Untersuchung an die Wand dicht angeschwemmte Blutkörperchen zu sein.

Was die Anordnung der Muskelzellen betrifft, so gestalten sich die Verhältnisse bei den verschiedenen Formen etwas verschieden. Doch im großen und ganzen kann man sagen, daß sie als Ringe oder Halbringe das Gefäß umfassen. Die Ringe scheinen schief zur Achse des Gefäßes zu stehen (Fig. 12).

Ich gehe des näheren auf die speziellen Fälle ein:

Bei Glossiphonia sind im vorderen Abschnitt des Rückengefäßes die Verhältnisse folgende:

An jeder Kammereinschnürung umgreifen stark entwickelte Ringmuskelzellen das Gefäß. Oft bilden an diesen Stellen auch

die Muskelzellen größere Gruppen und nicht selten sieht man sogar, wie in Fig. 2, Fig. 1, daß die Muskulatur der Septen sich dicht an die Gefäßeinschnürungen anlegt, um, wie es scheint, die Kontraktion des Gefäßes an dieser Stelle zu verstärken.

An den erweiterten Stellen der Kammerwände dagegen tritt der Muskelbelag bedeutend zurück (Fig. 1), erstens indem die einzelnen Zellen nicht so dicht aneinanderliegen, zweitens indem die Zellen selbst viel kleiner werden — oft so schmal, daß es schwer ist, ihre protoplasmatische Achse wahrzunehmen. Zuweilen scheint es auch, als ob die von den an den Einschnürungsstellen liegenden großen Zellen ausgehenden langen Zipfel diesen Gefäßteil schräg umschlingen.

Die Ringmuskelzellen scheinen bei Glossiphonia teils ganz, teils nur halb das Gefäß zu umfassen.

Bei Pontobdella und Piscicola ist der Muskelbelag gleichmäßiger verteilt (Fig. 3, 7). Die Kammereinschnürungen sind bei diesen Formen weniger ausgeprägt oder gar nicht vorhanden und infolgedessen findet man an diesen Stellen nicht die auffallende Verdickung der Muscularis wie bei Glossiphonia.

Im ganzen vorderen Teil des Rückengefäßes ist die Muscularis bei diesen Formen ziemlich stark und gleichmäßig entwickelt. Die einzelnen Zellen liegen in der ganzen Länge des Gefäßes dicht nebeneinander, und ihre Grenzen sind zumeist nicht wahrnehmbar. Der rings um den Kern angeschwollene Teil ragt, speziell bei Pontobdella, auffallend weit ins Lumen des Gefäßes hinein.

Bei diesen Formen scheinen die Reifen alle das Gefäß ganz zu umspannen (Fig. 12a). Die Kerne der Reifen trifft man in der Regel an den lateralen Wandungen des Gefäßes und gewöhnlich alternierend rechts und links, wenn man eine Querschnittserie verfolgt. Die Ringe müssen deshalb so angeordnet sein, wie das Schema (Fig. 12a) es darstellt.

Bei Branchellion kommt wiederum eine andere Anordnung der Muskelzellen zur Geltung. Hier ist wohl die Muscularis wie bei Pontobdella und Piscicola in der ganzen vorderen Partie auch gleichmäßig entwickelt — trotz der hier deutlich ausgesprochenen Kammerung — aber die Reifen sind immer nur Halbreifen, welche in der dorsalen und ventralen Wand des Gefäßes in der Regel nicht zusammenstoßen. Außerdem folgen die Ringe nicht dicht aufeinander wie bei den erwähnten Formen, sondern stehen in ziemlich regelmäßigen und verhältnismäßig großen Abständen voneinander entfernt, wie es Fig 8 zeigt. Die Figur

stellt einen sagittalen, allerdings schief getroffenen Schnitt des Rückengefäßes unmittelbar vor der Testisregion dar. Die einzelnen Muskelzellen sind quer (schief) getroffen und eine derselben, welche sich stark kontrahiert zeigt, ist tangential getroffen.

Fig. 9 zeigt das Verhältnis im Querschnitt: Die in feine, kontraktile Fäden ausgezogenen Spitzen der halbreifförmigen Zellen berühren sich in diesem Schnitte fast ganz, was aber sonst selten der Fall ist.

Bei Hämenteria, wo ein Teil des vorderen Abschnittes von Rückengefäß außerordentlich dickwandig ist und von KOWALEVSKY als Herz — dem Herzen der Lumbriciden gleich zu stellen — in Anspruch genommen wird, scheint die Muscularis als eine in der ganzen Länge des Gefäßes kontinuierliche Schicht entwickelt zu sein, obwohl nicht überall gleich dick.

Die Grenzen der einzelnen Muskelzellen ist mir bei dieser Form zu entdecken nirgends möglich gewesen, außer an ein paar Stellen im Herzen (Fig. 10). Die ganze Muscularis sieht im Querschnitt (sagittalem Schnitt des Gefäßes) aus wie ein feinkörniger Protoplasmastreifen, von dessen beiden Längsseiten dichtstehende, feine Stäbchen (die kontraktile Substanz) mehr oder weniger rechtwinklig gegen die Achse des Streifens verlaufen. Oft verschmelzen die Stäbchen in der Achse, und man bekommt dann das Bild von einem quergestreiften Band — so wie es auch KOWALEVSKY in seinen Fig. 86 und 87 von der Herzmuskulatur abgebildet hat. Ich habe zur Vergleichung einen Schnitt abgezeichnet (Fig. 10), an welchem die Stäbchen nicht die ganze Breite der Zelle durchsetzen. Hier sieht man deutlich den zentralen protoplasmatischen Teil der Zellen und erkennt sogleich, daß die Stäbchen der beiden Seiten ungleich entwickelt sind.

Wenn man das, was über die Muscularis der vorher beschriebenen Formen gesagt worden ist, in Betracht zieht, darf man ja wohl mit großer Wahrscheinlichkeit schließen, daß die Muscularis der Hämenteria als eine weitere Modifikation der Muscularis dieser Formen aufzufassen ist, indem die Grenzen der dicht aneinander stehenden Zellen ganz verschwunden sind dadurch, daß die kontraktile Substanz an den Grenzflächen nicht entwickelt worden ist. Durch diese Modifikation ist die Gefäßmuscularis in den Stand gesetzt worden, sich viel energischer zu kontrahieren als bei denjenigen Formen, wo die einzelnen Zellen ihre Individualität beibehalten haben.

So liegen die Verhältnisse im vorderen Teil des Rückengefäßes bei den verschiedenen Formen. In den übrigen Abschnitten desselben sind die Verhältnisse gleichmäßiger ausgestaltet. So ist, wie schon erwähnt, bei allen untersuchten Formen die Muscularis in der Testisregion kaum nachweisbar. In der Anal- und Intestinalregion dagegen tritt sie wiederum deutlich auf. In dem letztgenannten Gefäßabschnitte ist sie speziell im vorderen Teil, wo noch das Gefäß seine Selbständigkeit bewahrt hat, am deutlichsten.

An gewissen Schnitten in der Intestinalregion beobachtet man außerdem, daß die dorsoventrale Muskulatur, die sich häufig an den Darm anschmiegt und seinen Muskelbelag verstärkt, auch das Rückengefäß und zumal auch oft das Bauchgefäß umfaßt — doch ohne die eigentlichen Gefäßwandungen selbst zu bilden. Wie diese Muskulatur ganz gewiß dazu mithilft, die Darmwandkontraktion zu befördern, so scheint sie auch diejenige des Gefäßes in diesem Teile zu unterstützen — und die physiologische Leistung des Gefäßes wird hier, wie man sich denken kann, stark in Anspruch genommen, wo es gilt, einen Druck zu schaffen, der das Blut durch das Gefäß- oder Lakunensystem des Darmes treiben kann. Mir scheint, es seien dies die Muskeln, welche Johansson meint, wenn er sagt, „die Ringmuskelzellen erstrecken sich hier und da auch um das eigentliche Rückengefäß“ (p. 321).

Was darf man aus dem anatomischen Bau des Rückengefäßes auf die physiologische Leistung desselben schließen?

Wie man also gesehen hat, ist die Wandung in den verschiedenen Gefäßabschnitten ungleich entwickelt: vorn dickwandig, mit stark ausgebildeter Muscularis und Bindegewebsschicht. In der Testisregion sehr dünnwandig, in der Regel nur aus einer feinen Bindegewebsschicht bestehend. In der Intestinal- und Analregion wiederum etwas muskulös.

Der vordere Teil muß natürlich als der propulsatorische Hauptapparat — als Gefäßherz — in Anspruch genommen werden. Der hintere Teil (die Anal- und Intestinalregion) steht wohl auch im Dienst der Propulsation, indem er das vom Bauchgefäß durch die Saugnapfgefäße kommende Blut an und um die Darmwand zu treiben hat.

Der mittlere, dünnwandige Teil scheint mir höchst wahrscheinlich die Funktion zu haben, welche Johansson demselben zumutet.

Johansson meint, daß das Blut, welches mit Gewalt durch die Kontraktion der Darmlakune in diesen Gefäßteil eingetrieben

wird, hier durch die dünne Wandung mit der im Dorsalsinus befindlichen Flüssigkeit in osmotische Verbindung trete. „Diese Anordnung ist einer derartigen Kommunikation so augenscheinlich angepaßt, daß es keinen Zweifel an der Richtigkeit meiner Auffassung gibt", sagt JOHANSSON (p. 327, 1896).

Das in dieser Weise in den Dorsalsinus hineingelangte Blut schaffe sich durch die vom Dorsalsinus ausgehenden Kommunikationen mit dem übrigen Leibeshöhlensystem den Weg weiter in dies System hinein. Bald wird aber durch Kontraktionen im Leibeshöhlensystem neue Flüssigkeit in den Dorsalsinus hineingetrieben, wobei das Dorsalgefäß stark zusammengepreßt und infolgedessen sein Inhalt in das Gefäßherz hineingetrieben wird. In der Weise würde also ein Teil des eigentlichen Blutgefäßsystems auch als propulsatorischer Apparat für die Leibeshöhlenflüssigkeit dienen.

Ueber die Histologie des Bauchgefäßes ist nichts Besonderes zu sagen. Es ist in der ganzen Länge mit spärlich und gewöhnlich diffus auftretenden Muskelzellen versehen, deren Zellen viel kleiner sind als diejenigen des Rückengefäßes.

Die Klappen.

Der Entdecker der Klappen bei den Hirudineen ist LEO (1835, p. 421). Er beschreibt sie folgendermaßen: „An einer Seite der Gefäßwand befindet sich eine wenig hervorragende, halbmondförmige Falte, an der anderen Seite an derselben Stelle aber ein birnförmiger, fast bis an die entgegengesetzte Seite des Gefäßes reichender fleischiger Anhang mit kolbigem, frei beweglichem Ende und einer schmäleren Basis."

LEYDIG (1849), welcher der nächste ist, der diese Gebilde etwas genauer behandelt hat, charakterisiert sie bei Glossiphonia (Clepsine) und Piscicola als „weiche, gelappte Körper, die in das Gefäßlumen vorragen und dasselbe bei der Kontraktion des Gefäßes kammerartig absperren. Es bestehen dieselben aus 8—10 elementaren Zellen, welche außer einem feinkörnigen Inhalte Kern und Kernkörperchen besitzen und wohl nur durch ein weiches Bindemittel zusammengehalten werden. Diese eigentümliche Verbindungsweise macht es erklärlich, daß bei nur einigermaßen tumultuarischen Bewegungen des Rückengefäßes die Zellen sich lösen und im Blute fortgeschwemmt werden".

Spätere Rhynchobdellidenforscher haben sie immer beobachtet und ihnen eine mechanische Funktion zugeschrieben, indem sie dazu dienen, die normale Blutrichtung (von hinten nach vorn) zu sichern.

Erst durch KUPFFER (1864) sind sie Gegenstand eines intimeren Studiums geworden. Er hat sie nicht nur histologisch, sondern auch physiologisch untersucht. Er beschreibt sie als bestehend „aus einem Agglomerat rundlicher Zellen, deren Gesamtheit von einer durchsichtigen, dünnen Hülle umgeben ist. Die Zellen platten sich nicht gegeneinander ab, sondern bewahren in der Vereinigung ihre Form, so daß die zu äußerst gelegenen bucklig hervorragen. Das Ganze sieht traubenartig aus“.

Ueber die Zellen selbst sagt er, sie „sind rundlich bis birnförmig, prall gewölbt, von blasser, wenn auch bestimmter Grenzlinie umschrieben, leicht granuliert und lassen einen runden Kern meistens nur matt durchscheinen“.

Der wichtigste Punkt in KUPFFERS Untersuchungen ist, daß er zu dem Schlusse gekommen ist, die Klappen haben außer ihrer mechanischen Funktion noch diejenige eines blutbereitenden Organes.

Die späteren Forscher haben keine neuen Data in betreff der Klappen gegeben.

Eigene Beobachtungen: Bei den von mir untersuchten Formen zeigen sich die Klappen bei allen ungefähr gleich. Es sind kleinere oder größere — je nach den verschiedenen Spezies — traubenartige Gebilde, welche mit einem bindegewebigen Stiel an der Wandung des Dorsalgefäßes in ziemlich regelmäßigen Abständen festsitzen.

Die äußere Form dieser traubenartigen Gebilde ist bald kugelig, bald birnförmig. Am distalen Teile sind sie oft zerschlitzt. Die Zerschlitzung kann oft bis an den Stiel hineingreifen. Es sieht dann aus, als ob die Klappe aus 2—3 „Träubchen“ bestehe — je nach der Anzahl der Zerschlitzungen — von denen jedes zuweilen eine eigene Richtung einnimmt. So habe ich z. B. oft beobachtet, daß eins sich nach hinten, eins nach vorn kehrt, während noch ein drittes sogar quer im Lumen stehen kann.

Die Zellen selbst sind bei den verschiedenen Formen von höchst verschiedener Größe. Bei Branchellion und Piscicola sind sie besonders groß, während sie bei Hämenteria, Pontobdella und Glossiphonia relativ klein sind.

Die Anzahl der Zellen in jeder Klappe schwankt beträchtlich sowohl innerhalb derselben Spezies als bei den verschiedenen Spezies. Doch kann man die gewöhnlichste Zahl für Glossiphonia und Hämenteria — also diejenigen Formen, wo die Zellen relativ klein sind — zu etwa 30—40 ansetzen. Bei Branchellion und Piscicola, deren Zellen größer sind, kann man dagegen nur die Durchschnittszahl 10—15 angeben. Bei Pontobdella, deren Klappenzellen relativ klein sind, können einige Klappen bis zu 50 Zellen enthalten, andere nicht einmal die Hälfte oder ein Drittel davon.

Die Form der Zellen ist in der Regel birnartig — gegen das proximale Ende der Klappe gewöhnlich in einen langen, dünnen Zipfel ausgezogen, welcher allmählich sich in einen sehr feinen Bindegewebsfaden fortsetzt. Alle Bindegewebsfaden nehmen ihren Ursprung vom Klappenstiel. Oft scheint ein Teil der Faden zusammengeflochten zu sein um einen dickeren Faden zu bilden, an dem streckenweise die Zellen regelmäßig aufsitzen wie auf einer Membran. Man bemerkt zuweilen auch, daß die Bindegewebsfaden die einzelnen Zellen sozusagen umspinnen und sie in der Weise an ihrem Platz festhalten — etwa so wie ein Capilitium die Sporen eines Pilzsporangiums umspinnt, jedoch mit dem Unterschiede, daß die Zellen auch wirklich an den Faden festsitzen können, während das bei den Sporen nicht der Fall ist.

Nirgendwo habe ich eine kontinuierliche Umhüllungshaut entdeckt, „wovon die Zellen bucklig hervorragen", wie Leuckart angibt. Kupffer drückt sich in diesem Punkte etwas unbestimmt aus. Er sagt, es sei eine „Hülle". Diese „Hülle" aber will er nicht als „Membran" aufgefaßt haben, „obgleich man Erscheinungen begegnet, die sich durch Annahme einer Membran am leichtesten deuten ließen" (p. 431, op. cit.).

Die Erscheinungen, worauf Kupffer hindeutet, nämlich daß, wenn „die Zellenmasse sich vollständig in zwei und mehr Portionen geteilt hat", die einzelnen Portionen dann doch „durch engere Stellen" zusammenhängen, „die durchsichtig sind, keine Struktur zeigen und der Länge nach gestrichelt erscheinen" etc., ließen sich nach meiner Auffassung dieser Verhältnisse sehr gut erklären: Die „engeren Stellen", die die einzelnen Portionen zusammenhalten, sind nichts anderes als die feinen, elastischen Bindegewebsfaden, die sich in der Länge ausgedehnt haben und die einzelnen Portionen zusammenhalten.

Bei sämtlichen untersuchten Formen sind die Zellen ohne

scheinbare Ordnung an und zwischen den Faden der Bindegewebsbündel befestigt. Nur bei Glossiphonia heteroclita (es waren jüngere Tiere) habe ich eine einigermaßen regelmäßige Anordnung beobachten können (Fig. 2). Hier zeigen sich an den meisten Schnitten die Klappen als zirkelförmige oder oblonge Gebilde, deren Peripherie durch eine ziemlich regelmäßig geordnete Reihe von Zellen gebildet wird, die alle ihre Basis nach außen wenden und hier scheinbar eine Basalmembran bilden. Im zentralen Teil des Schnittes ist in der Regel eine feine Lichtung zu sehen und einige unregelmäßig gelegene Zellen. Letztere scheinen offenbar sich aus der peripheren Zellenreihe losgelöst zu haben und ins Lumen hineingefallen zu sein.

Die Klappenzellen aller Formen zeigen durchgehend den Typus einer Primordialzelle: sie haben ihre sphärische Form beibehalten und sind nirgends nennenswert gegeneinander abgeplattet, obwohl sie zuweilen direkt nebeneinander liegen. Die Zellkonturen sind sehr oft nicht scharf und eben. Speziell bei Piscicola (Fig. 2) und Branchellion (Fig. 17) mit ihren großen Zellen sind sie am Rande sehr uneben, gelappt oder oft geschlitzt bis tief in den Zellleib hinein. Der Zellinhalt ist locker granuliert. Der Kern ist gewöhnlich verhältnismäßig sehr groß — in den meisten Fällen kugelig und scharf umschrieben und mit reichlicher Kromatinsubstanz versehen, welche sich an Schnitten bald als Stäbchen und Schleifen, bald als über den ganzen Kern gleichmäßig zerstreute Pünktchen zeigt.

Ob die Klappen in regelmäßigen oder unregelmäßigen Abständen voneinander entfernt sind, darüber scheinen die Meinungen sehr geteilt zu sein. Ich erwähne nur Folgendes: Leo zeichnet sie in regelmäßigen Abständen ab. Leuckart sagt 1863 über Branchellion, daß die Klappen im allgemeinen die Segmentierung des Körpers wiederholen, später sagt er aber (1886—1901), sie stehen in keinerlei regelmäßigen Abständen. Kupffer sagt: „Diese Körper stehen nicht in gleichen Intervallen voneinander“, sondern sind im hinteren Teile seltener, nach vorn zu, namentlich in dem wellenförmig verlaufenden Teile des Rückengefäßes, viel dichter. Im ganzen habe ich ihrer 15—20 gezählt.“ Weder Johansson noch Oka und Kowalevsky äußern sich hinsichtlich dieses Punktes. Johansson sagt nur: „Detta organ förekomma till et växlande antal i hela ryggkärlets längd, där det er odeladt, äfven i de partier däraf, som ligga emellan de i framkroppan utgående grenarne“ (p. 91—92, 1896a).

Meine Untersuchungen diesbezüglich ergeben Folgendes: Die Klappen sind **insofern regelmäßig geordnet, als sie septal stehen.** Daß sie aber gelegentlich nicht an allen Septenstellen zur Ausbildung gelangt sind — wie dies speziell im hinteren Teil der Fall sein kann — macht leicht den Eindruck, als ob sie nach keinem bestimmten Prinzip geordnet seien.

Da die Septen die Einschnürungen des Gefäßes aller Wahrscheinlichkeit nach bedingen, kommen die Klappen — wie schon von den meisten Autoren nachgewiesen ist — eben an diese Einschnürungsstellen zu stehen. (Das Verhältnis bei Pontobdella, wo das Gefäß nicht eingeschnürt ist — oder höchstens sehr undeutlich eingeschnürt — ist später zu erwähnen).

Bei Hämenteria und Glossiphonia, wo das Körperparenchym nicht in dem Grade zur Entwickeluug gelangt ist, wie bei den übrigen Formen, ist die septale Stellung der Klappen leicht zu konstatieren; denn hier lassen sich sowohl die intersegmentalen als die intrasegmentalen Septen ziemlich gut nachweisen. In vielen Fällen sind sie allerdings durch die lokalen Verhältnisse etwas schwer zu verfolgen. Am leichtesten findet man ihre Reste an den Einschnürungsstellen des Rückengefäßes, wo sie gewöhnlich direkt inseriert sind und so als Aufhängebänder des Dorsalgefäßes im relativ weiten Dorsalsinus dienen, wie man es an den Figuren (Fig. 25) von Hämenteria und den zwei Glossiphoniaarten (Fig. 1 und 2) sehen kann.

Man sieht sie nicht nur an der dorsalen Seite des Gefäßes, sondern auch zuweilen auf der ventralen, wenn nicht das Gefäß gerade dem Darm dicht anliegt wie in der Intestinalregion (Fig. 25).

Bei denjenigen Formen, wo das Körperparenchym dagegen stark entwickelt ist, sind in der Regel die intrasegmentalen Septen fast spurlos verschwunden oder nicht von dem umgebenden Körperparenchym zu unterscheiden. Nur die intersegmentalen haben sich erhalten mit ihrer wohlentwickelten Muskulatur. Sie haben aber hier ihre Funktion als Aufhängebänder des Dorsalgefäßes im Dorsalsinus verloren. Denn der durch das Körperparenchym eingeengte Dorsalsinus liegt hier mit seinen Wänden dem Dorsalgefäß dicht an und hindert dadurch das Gefäß aus seinem Platze zu weichen. Daß aber auch hier die Klappen septal angeordnet sind, läßt sich trotzdem nachweisen; denn ihre Ansatzstellen entsprechen immer den Einkerbungen der Körperringe — die Einkerbungen der Körperringe entsprechen aber den Ursprungsstellen der Septen.

Bei Pontobdella, wo das Rückengefäß der ganzen Länge nach nicht gekammert ist — oder höchstens sehr undeutlich — ist es mir nicht gelungen, zu einem bestimmten Resultate über die Anordnung der Klappen zu kommen; denn hier, wo die äußere Ringelung aus kleineren und größeren Ringen besteht, deren Grenzen undeutlich sind, konnte ich nicht sicher feststellen, ob die Ansatzstelle der Klappe der Einkerbung eines Ringes entspräche.

Die allgemeine Meinung ist, daß die Klappen sich nicht in der Anal- und Intestinalregion vorfinden, und daß das Gefäß hier nicht gekammert sei. Wohl ist die Kammerung hier nicht so ausgesprochen wie im vorderen Teil, sie läßt sich aber doch gewöhnlich verfolgen, und bei Hämenteria ist sie sogar ebenso deutlich hier wie im Vorderteil (Fig. 25). Was das Vorkommen der Klappen in dieser Region betrifft, so habe ich immer 4—5 (bei Pontobdella nur 2) in der Intestinalregion und bei Hämenteria auch ein paar in der Analregion nachweisen können. Diese stehen in der Intestinalregion — bei denjenigen Formen, wo noch das Rückengefäß einigermaßen seine Selbständigkeit bewahrt hat — vorzugsweise an den Stellen, wo das Gefäß einen Ast an den Darm abgibt (Fig. 25—27) — also hauptsächlich an den Stellen der intersegmentalen Septen. Wenn sich aber hier keine Klappe findet — was auch zuweilen vorkommen kann — dann steht gewöhnlich eine an der nächsten nach vorn oder hinten folgenden intrasegmentalen Septenstelle (Fig. 25—27).

In der Regel sind die Klappen in der ganzen Länge des Gefäßes an der Wandung alternierend inseriert — was aus mechanischen Gründen leicht erklärlich ist.

Wie entstehen die Klappen? Das ist eine offene Frage und sie ist meines Wissens bei Hirudineen bis jetzt nicht gestellt worden.

Da ich keine embryologischen Untersuchungen gemacht habe, habe ich sie in statu nascendi natürlich nicht beobachten können. Dagegen habe ich aber versucht, die hier gewonnenen morphologischen Befunde zu Schlüssen über die Entstehungsweise dieser Gebilde zu verwerten.

Es ist mir auffallend gewesen, daß die Klappen immer septal stehen. Es wäre denkbar, die Septen hätten etwas mit ihrer Entstehungsweise zu tun, aber in welcher Weise ist schwer mit Bestimmtheit zu sagen. Daß die Septen früher gebildet sein möchten als das Rückengefäß und die Klappen sich von dem Teil des Septums gebildet hätten, welcher während der Entstehung des

Gefäßes darin eingeschlossen zu denken wäre, darauf könnte ein beobachteter — allerdings scheinbar abnormer — Fall bei Branchellion deuten (Fig. 17). Wie die Fig. 17 zeigt, überspannt hier die Klappe wie eine Brücke quer das Lumen des Gefäßes und ist an beiden Gefäßwandungen befestigt. Die Klappenzellen sind ziemlich regelmäßig an beiden Seiten des bindegewebigen Stranges geordnet. Es wäre in der Konstruktion dieser Klappe nichts, welches gegen die Vermutung sprechen würde, daß diese Klappe aus dem im Gefäßlumen eingeschlossenen Teil des Septums gebildet wäre. (Der an der rechten Seite der Figur befindliche Vorsprung läßt sich ohne Schwierigkeit als durch eine Hervorwucherung von Zellen entstanden denken.) Das ganze Gebilde war so locker gebaut, daß es kaum als ein Hindernis für den Blutstrom angesehen werden konnte.

Dieser Fall ist aber, wie gesagt, exceptionell. In den meisten Fällen, speziell bei älteren Tieren, sind die Zellen der Klappe ganz ohne Ordnung in einem Büschel vereinigt, so daß man von ihrem Bau auf ihre Entstehungsweise nichts schließen kann. Bei jüngeren Formen dagegen — so wie ich sie speziell bei Glossiphonia heteroclita beobachtet habe, scheinen die Verhältnisse deutlich dafür zu sprechen, daß die Klappe durch eine Einstülpung der Gefäßwand im Winkel zwischen letzterer und dem Septum entstanden sei. Wie Fig. 2 zeigt, erscheint die Klappe von Glossiphonia heteroclita an einem Querschnitt als ein ringförmiges Gebilde, dessen regelmäßig geordneten Zellen ihre Basis nach außen kehren und durch eine periphere Basalmembran zusammenhängen. In der Lichtung des Ringes liegen einige Zellen frei, die sich augenscheinlich von dem Zellenverband losgerissen haben.

Alle meine Präparate von Glossiphonia heteroclita sprachen so deutlich für die Meinung, daß die Klappen von außen eingestülpt seien, daß ich sofort — ganz unbefangen, ohne von Langs Theorie über die Entstehung derartiger Gebilde etwas zu wissen, vermuten mußte, diese Bildungsweise sei die wahrscheinlichste.

Wenn man nun außerdem noch die große Uebereinstimmung der Klappenzellen mit den Cölomepithelzellen, worauf schon mehrere Forscher aufmerksam gemacht haben, in Betracht zieht, wird die Wahrscheinlichkeit dafür noch größer. Nimmt man nämlich nicht an, daß die Klappen von außen eingestülpt sind, so ist es schwer zu erklären, woher sie stammen. Denn es gibt inner-

halb der Gefäßwand keine Zellenelemente von gleichem Bau, woraus diese Gebilde ihren Ursprung genommen haben könnten.

Allerdings wäre eine Möglichkeit dafür vorhanden, daß sie innerhalb des Gefäßes gebildet wären, wenn es sich herausstellte, daß das Gefäßsystem aus einer soliden Anlage entstanden wäre, was auch wirklich NUSBAUMS Untersuchungen (1886) (p. 778—779) zu konstatieren scheinen.

Die Klappen könnten dann als Reste dieser soliden Anlage innerhalb des Gefäßes erklärt werden.

Es scheint mir aber doch, daß diese Verhältnisse nicht genügend erörtert sind, um mit Bestimmtheit annehmen zu dürfen, daß die Anlage des Gefäßsystems solid ist.

Ich stehe also nach dem hier erörterten nicht an auszusprechen: Meine Befunde deuten darauf hin, daß die Klappen als taschenförmige Einstülpungen der Ecken zwischen den Lamellen der Septen und der Gefäßwandung selbst entstanden sind.

An diesem Einstülpungsprozeß können die Lamellen des Septums und die Gefäßwandung in verschiedenem Grade sich beteiligt haben, — so daß man in dem speziellen Fall eine Klappe haben kann, die entweder fast ausschließlich von der oder den Lamellen des Septums, oder fast ausschließlich von der Gefäßwandung selbst gebildet ist, — oder beide Teile können sich gleichmäßig beteiligt haben. Die früher beschriebene „zerschlitzte" Form, die man bei einigen Klappen findet — und die ich mir nicht durch mechanische Eingriffe entstanden denken kann, läßt sich gut verstehen, wenn man sich vorstellt, daß die eingestülpten Ecken der zwei aneinander stoßenden Cölomsackwandungen, welche die Klappen bilden, nicht zu einem einheitlichen Gebilde zusammengeschmolzen sind, wie dies in der Regel der Fall zu sein scheint, wenn die beiden Ecken sich an der Klappenbildung beteiligt haben. Häufiger scheint aber der Fall zu sein — wie ich speziell von den Präparaten von Glossiphonia heteroclita vermuten darf — daß nur oder fast ausschließlich die Ecke des einen Cölomsackes an ihrer Bildung teilnimmt.

Die Klappen als blutbereitende Organe.

Trotz der großen Aufmerksamkeit, die ich der Sache gewidmet habe, ist es mir nicht gelungen, über die Entstehung der Blutkörperchen zu einem bestimmten Resultate zu kommen.

Ich finde es mit KUPFFER wahrscheinlich, daß sie von den Klappen gebildet werden. Eine Bemerkung von HOFFMANN (1880) diesbezüglich spricht auch für die Richtigkeit dieser Annahme, nämlich „daß bei den Embryonen mit dem Auftreten der Klappen auch die ersten Blutkörperchen sich zeigen“ (p. 57). In welcher Weise sie aber entstehen, kann ich nicht bestimmt sagen. Teilungsstadien habe ich nämlich nicht direkt beobachten können — wohl aber habe ich Klappenzellen mit 2 Kernen angetroffen, woraus zu schließen wäre, es habe eine Teilung stattgefunden.

An mehreren Stellen habe ich beobachtet, daß einige Klappenzellen frei in der Nähe der Klappe sich befinden. Diese haben sich wahrscheinlich in der von KUPFFER beobachteten Weise aus dem Zellenverband der Klappe losgelöst.

Bei den Formen mit kleinen Klappenzellen sind die Blutkörperchen nicht so viel kleiner als die Klappenzellen, und da gradweise Größenunterschiede zwischen letzteren und den Blutkörperchen zu entdecken sind, so halte ich es für wahrscheinlich, daß die Blutkörperchen nur losgerissene Klappenzellen sind, welche durch Protoplasmaverlust immer kleiner werden — bis schließlich nur ein kleiner Protoplasmarest rings um den Kern übrig bleibt.

Einen Kern haben nämlich die Blutkörperchen — was aber KUPFFER verneint. Da außerdem dieser Kern denjenigen der Klappenzellen ganz gleich ist, finde ich meine oben ausgesprochene Vermutung noch wahrscheinlicher.

Bei den Formen mit großen Klappenzellen halte ich es nicht für unmöglich, daß die Blutkörperchen, die hier sehr klein sind im Verhältnis zu den Klappenzellen (ja sogar 3—4 mal kleiner als der Kern derselben) durch irgend eine simultane Teilung entstehen, was wohl auch KUPFFER (1864) gemeint hat, wenn er sagt: „Ich muß nach allem annehmen, daß die vorgeschobenen reifen Zellen endogene Brut bilden bis zur Anfüllung der Mutterzelle, dann plötzlich bersten und den Haufen aneinander haftender Brutzellen an ihrer Stelle zurücklassen“ (p. 343).

Allerdings ist diese Teilungsweise früher nur bei Protozoen beobachtet worden — das ganze Aussehen der Zellen spricht aber wirklich zu Gunsten einer solchen Annahme. Erstens einmal ist die Kernmembran in sehr vielen Fällen ganz undeutlich und die Form des Kernes sehr variabel. Die Kromatinsubstanz ist häufig als feine Körner regelmäßig durch den ganzen Kern zerstreut (die Körner haben dieselbe Größe wie der Kern der Blutkörperchen). Das Protoplasma der Zellen sieht aus, als

ob es aus kleinen Kügelchen bestände. Ich bin aber trotz eifriger Beobachtungen nicht im stande gewesen, Kromatinkörnchen in den Kügelchen mit Bestimmtheit nachzuweisen — so bleibt es noch problematisch, ob eine Zerfallteilung vorliegt oder nicht.

Das Dorsalgefäß in der Intestinalregion.

In betreff dieses Abschnittes des Dorsalgefäßes stimmen Oka und Johansson, die die neuesten und detailliertesten Untersuchungen diesbezüglch angestellt haben, darin überein, daß die intestinale Partie des Verdauungsorganes von einem „Blutsack" (Oka) oder einer „Darmlakune" (Johansson) umgeben ist.

Okas (1894) Untersuchungen umfassen Repräsentanten der Glossiphonidae (Glossiphonia [Clepsine] complanata, heteroclita, bioculata, marginata und tesselata), während Johanssons Untersuchungen sich auf Ichtyobdelliden beziehen (Pontobdella, Callobdella, Piscicola, Cystobranchus, Abranchus, Platybdella).

Oka beschreibt die Verhältnisse bei Clepsine (Glossiphonia) folgendermaßen: „Die 15. Kammer steht mit einer Reihe von geräumigen Blutsäcken in Zusammenhang, welche die Darmaussackungen sowie den ganzen Darm umfassen (Fig. 25 *dg*). An der Stelle, wo der Darm beginnt, erweitert sich das Dorsalgefäß plötzlich zu einem großen Raume, welcher genau dieselbe Gestalt hat wie der Darm, den es umschließt, so daß derselbe von allen Seiten von Blutflüssigkeit umspült wird" (p. 111 op. cit.). Weiter sagt er (p. 111): „Der Blutsack liegt bei vielen Spezies, z. B. Cl. complanata, heteroclita, bioculata dem Bindegewebe der Leibeswand eng an, bei anderen aber, wie bei Cl. marginata und tesselata, ist er von letzterer durch eine Lakune (Fig. 18 *i*) geschieden. Die Wand des Blutsackes ist nicht vollständig von der des Darmes getrennt, sondern sie steht mittelst vieler Bindegewebsstränge oder -balken mit derselben in Verbindung, so daß die Oberfläche ein unebenes Aussehen zeigt" (Fig. 15).

In ungefähr gleicher Weise beschreibt Johansson die Verhältnisse bei den Ichtyobdelliden (speziell erwähnt er Piscicola, Callobdella und Abranchus). In der Blinddarmregion steht das Rückengefäß, sagt er, „durch zahlreiche bald weite, bald enge Oeffnungen in Verbindung mit einer um den Darm liegenden Blutlakune, die ich deshalb die Darmlakune genannt habe. Diese

breitet sich zwischen dem Epithel des Darmes und seiner Muskulatur aus und ist aus weiten Kanälen gebildet, die so miteinander zusammengeschmolzen sind, daß das Muskellager des Darmes nur an zerstreuten Stellen durch feinere und gröbere Stränge von Bindegewebe mit dem Darmepithel zusammenhängt" (Fig. 9).

Die Verbindung dieser Darmlakune und des Rückengefäßes ist an gewissen Stellen so weit, daß dieses seine Selbständigkeit gänzlich verliert und in solchem Falle scheint es, als ob der Darm im Rückengefäß eingeschlossen sei. Mir scheint es auch einigermaßen berechtigt zu sein, die Darmlakune als wenigstens teilweise von den Ausbuchtungen des Rückengefäßes gebildet aufzufassen, wenn sie auch durch mehr oder weniger selbständig gebildete Lücken des Bindegewebes entstanden ist. Indes zeigt sich das Rückengefäß zum größeren Teil an der Rückenseite der Darmlakune von dieser differenziert, und wo dieselbe im 5. Segmente der Blinddarmregion aufhört, geht das Rückengefäß weiter nach hinten . . ." (p. 321 op. cit.).

Von früheren Autoren, die diesen Verhältnissen ihre Aufmerksamkeit gewidmet haben, sind speziell Budge und Bourne zu erwähnen.

In seiner Arbeit über „Clepsine bioculata" hat Budge keine Darmlakune beobachtet, wohl aber ein „Ringgefäß" rings um jede Darmaussackung (später zu erwähnen).

Bourne äußert sich unter den von ihm beschriebenen Formen (Piscicola, Branchellion, Pontobdella und Clepsine [Glossiphonia]) nur über die Intestinalregion von Piscicola und zwar folgendermaßen, nachdem er über Budges „Ringgefäße" gesprochen hat: „I cannot speak positively regarding these branches („Ringgefäße") of which Whitman makes no mention. My sections show that such branches exist, but I cannot trace their distribution, and I have not had an opportunity of examining the transparent species, C. bioculata used by Budge; that they supply the intestinal walls is probable enough, but that they open directly into the lateral sinuses I very much doubt" (op. cit., p. 462—63).

Eigene Beobachtungen: Es ist mir vom Anfang meiner Untersuchungen an auffallend gewesen, wie verschieden das Rückengefäß sich in der Intestinalgegend verhielt — selbst bei Spezies derselben Gattung (Glossiphonia). Bald verlief es als ein deutlich isoliertes Gefäß dem ganzen Darm entlang — allerdings an die Wandung desselben dicht angeklebt — und nur stellenweise durch sehr enge, gefäßartige Gebilde Blut in das Bindegewebe des

Darmes hineinrieseln lassend, ohne eine eigentliche Darmlakune zu bilden (Fig. 25—27). In einem Falle war sogar keine Verbindung zu beobachten (Fig. 30). Bei anderen Formen hingegen war die dem Darm zugekehrte Seite der Gefäßwandung mehr oder weniger unvollkommen ausgebildet, so daß das Blut hier durch sehr große Lücken an den Darm heranströmte und sich zwischen das Bindegewebe und Epithel desselben hineindrängte, um einen echten Blutsack zu bilden, wie man es am deutlichsten an der Fig. 29 von Piscicola sieht.

Letztere Verhältnisse sind schon, wie in der Literaturübersicht erwähnt, von OKA und JOHANSSON beschrieben worden.

Diese Verfasser haben aber wahrscheinlich keine Formen zur Untersuchung gehabt, bei denen ein Blutsack nicht zur Ausbildung gelangt ist, und haben diese Verhältnisse nicht von einem vergleichend-anatomischen Gesichtspunkt aus betrachtet.

Ich glaube aber, daß sie sich ohne Schwierigkeit unter einen solchen Gesichtspunkt bringen lassen.

Wie die schematischen Fig. 25—29 zeigen, lassen sich die Umbildungen des Rückengefäßes stufenweise verfolgen. Betrachten wir zuerst den Fall, wie wir ihn bei Hämenteria finden, so beobachten wir, daß das Rückengefäß hier der ganzen Intestinalgegend entlang als ein selbständiges, deutlich gekammertes Gefäß verläuft — und zwar im letzten Segment dieser Region oft deutlicher als im vorletzten zu erkennen ist. An jedem intersegmentalen Septum gibt es feine Zweige an die Wand der Darmaussackungen ab, welche sich in das sehr lockere Bindegewebe öffnen, wodurch das Blut dasselbe durchrieselt oder gelegentlich feine Spalträume darin aushöhlt (Fig. 25).

Daß es wirkliche Gefäße (also Zweige vom Rückengefäß) sind, die hier im Bindegewebe der Darmaussackungen verlaufen, und daß es sich nicht um Spalträume in demselben handelt, zeigt zur Genüge der Querschnitt durch eine Darmaussackung — und zwar an deren ziemlich distalen Teile — wo man deutlich eine eigene Gefäßwandung wahrnehmen kann (Fig. 15). Aber nicht nur an den Stellen der intersegmentalen Septen, sondern auch gelegentlich an den intrasegmentalen Septenstellen, wie Fig. 25—28 zeigen, beobachtet man, daß Intestinalgefäße vom Rückengefäß sich abzweigen.

Diese Verhältnisse des Rückengefäßes in der Intestinalregion von Hämenteria sind früher nicht beobachtet worden, denn KOWALEVSKY, der einzige, der die Anatomie von Hämenteria (costata) etwas genauer studiert hat, sagt: „Je ne possède pas

beaucoup d'observations sur ce sujet et je reproduis ici quelques photographies Fig. 81, 82 et 83 qui ont l'intérêt de documents exacts" (op. cit. 31). Er glaubt aber, die Verhältnisse seien so wie von Oka bei Glossiphonia beschrieben. Sie liegen aber bei Hämenteria, wie meine Untersuchungen zeigen, den Verhältnissen bei Acanthobdella pelidina (Kowalevsky 1896a) viel näher.

Betrachten wir zunächst, wie die Verhältnisse bei Branchellion (Fig. 16 u. 26) liegen. Ein Blick auf Fig. 26 ergibt sofort, daß diese hier ungefähr so sind wie bei Hämenteria. Der wesentlichste Unterschied ist nur der, daß das Rückengefäß im hinteren Teil viel schmäler und nicht so deutlich gekammert ist, wie im vorderen Teil.

Bei Glossiph. complanata (Fig. 27, 18, 19, 20) hat gleichfalls das Rückengefäß noch seine Wände in der ganzen Länge beibehalten. Die Kammerung aber ist noch undeutlicher geworden als bei Branchellion. Die Verbindungen mit der Darmwand sind hier spärlicher vorhanden, — sie kommen nur hinten und vorn vor. Vorn scheint eine Verbindung schon an der Stelle des intrasegmentalen Septums zu sein, welches gleich vor dem ersten Intestinalsegmente liegt.

Erst bei Gl. marginata (Fig. 28) merkt man einen erheblichen Unterschied. Hier ist die am Darme anliegende Gefäßwand sehr unvollständig ausgebildet. Hier kann man nicht mehr von Gefäßen sprechen, denn hier fließt das Blut durch große Lücken in der ventralen Wand des Rückengefäßes an die Darmwand heran. Allerdings sieht man noch an der Grenze des ersten und des letzten Intestinalsegmentes gefäßartige Verbindungen, so wie bei den früheren Formen. Bei Gl. marginata scheinen noch die Lücken einigermaßen regelmäßig geordnet zu sein, indem sie nämlich vorzugsweise an einer septalen Stelle sich finden. Wenn Oka sagt: „Auf Schnitten sieht man hier und da das Dorsalgefäß durch eine Scheidewand von dem übrigen Teil des Blutsackes getrennt, größtenteils steht es doch in offener Kommunikation mit dem letzten", so kann diese Scheidewand nur der Rest der ventralen Wandung des Rückengefäßes selbst sein, wie aus seiner Fig. 25 hervorgeht. Bei Gl. heteroclita sind die Verhältnisse ungefähr so wie bei Gl. marginata.

In ihrer extremsten Umformung sieht man aber die Verhältnisse bei Piscicola (Fig. 21, 22, 29). Hier ist die ganze ventrale Wand des Rückengefäßes von kleineren und größeren Lücken durchbohrt und jede Spur von gefäßartigen Gebilden fehlt. Die Lücken scheinen aber — insofern man noch darüber urteilen kann —

vorzugsweise die Ursprungsstelle ihrer Durchbrechung an septalen Stellen gehabt zu haben.

Eigentümlich sind die Verhältnisse bei Pontobdella (Fig. 23, 24, 30). Hier verläuft das Gefäß der ganzen Länge nach, ohne in scheinbar direkte Verbindung mit der Darmwand zu treten. Es buchtet sich nur stellenweise gegen die rings um die Darmwand gelegenen Lücken hin, über deren Ursprung gleich zu sprechen ist.

Da, wie gesagt, das Rückengefäß durch keine Oeffnungen in direkter Verbindung mit der Darmwand steht, so findet sich bei Pontobdella infolgedessen kein eigentlicher Blutsack, so wie dieser von JOHANSSON und OKA definiert ist als eine Lakune zwischen Bindegewebe und Epithel des Darmes, welche mit dem vom Rückengefäß durch engere oder weitere Oeffnungen hineinströmenden Blut gefüllt wird. Trotzdem sieht man doch rings um den Darm herum große Lücken mit scheinbar demselben Inhalte wie in den Gefäßen. Diese liegen aber außerhalb des Bindegewebes und der Muscularis des Darmes (Fig. 23, 24, 30) und können nur als Reste eines Darmsinus aufgefaßt werden. Mit Darmsinus meine ich dasselbe wie JOHANSSON, nämlich eine Fortsetzung des Dorsalsinus. Wie man an Fig. 30 sieht, spaltet sich gleich am Uebergang zur Intestinalregion der Dorsalsinus in zwei Teile, von welchen der eine sich zwischen den Darm und die direkte Fortsetzung des sehr engen Dorsalsinus einkeilt (Fig. 30).

Während aber dieser Dorsalsinus bei JOHANSSONS Callobdella (Fig. 4, 1896b) sich nur zwischen Darm und Blinddarm befindet, geht sie bei Pontobdella rings um den Darm. Die Wände des Darmsinus sind so dünn (Fig. 24), daß ohne Zweifel sein Inhalt durch Osmose in das Bindegewebe des Darmes hineinströmen kann, wo er dasselbe durchrieselt oder gelegentlich feine Spalträume aushöhlt. Die Wände des Rückengefäßes sind gleichfalls sehr dünn (Fig. 23), so daß auch hier augenscheinlich ein osmotischer Austausch zwischen dem Inhalte des Dorsalgefäßes und demjenigen des Dorsal- und Darmsinus stattfindet. Es würde dann in der Intestinalregion eine osmotische Kommunikation zwischen Blut und Leibeshöhlenflüssigkeit stattfinden.

Dies ist nicht nur der Fall bei Pontobdella, sondern scheint auch speziell bei den Formen mit reichlicher Parenchymentwickelung der Fall zu sein.

Bei diesen habe ich nämlich öfters beobachtet, daß Lücken unzweifelhaft cölomatischer Natur sich zwischen die echten Blutsacklücken einkeilen, ja sogar dem Epithel des Darmes selbst anliegen — wie ich es speziell bei Branchellion gesehen habe. In

der Weise gelangt die resorbierte Darmflüssigkeit auch zuweilen direkt in eine Cölomlücke hinein.

Aus letzterem geht hervor, daß die im Darmbindegewebe befindlichen Lücken von dreierlei morphologischem Werte sind. Erstens sind es gefäßartige Einkeilungen vom Rückengefäß — was JOHANSSON anzunehmen scheint, indem er wie zitiert (p. 51) sagt, die Darmlakune sei „als wenigstens teilweise von den Ausbuchtungen des Rückengefäßes aufzufassen".

Zweitens sind es größere und kleinere Spalträume ohne eigene Wandungen im Darmbindegewebe selbst oder zwischen Darmepithel und Darmbindegewebe, welche in direkter Kommunikation mit dem Dorsalgefäß stehen.

Drittens sind es Lücken cölomatischer Natur, welche sich, wie gesagt, speziell bei den mit reichlichem Parenchym versehenen Formen entweder direkt an das Bindegewebe des Darmes anlegen oder sich darin einkeilen.

Ueber das Bauchgefäß in dieser Gegend ist wenig zu sagen. Es verläuft teils näher, teils ferner vom Darm (Fig. 25—30). Eine direkte Verbindung zwischen Bauchgefäß und Darmlakune habe ich nicht beobachten können — wohl aber, daß das Gefäß sich mit seinen Wandungen in der von OKA beschriebenen Weise direkt dem Blutsack anlegt (Fig. 31). Zuweilen habe ich auch bemerkt, daß, wo das Gefäß in einiger Entfernung vom Darm verläuft, es sich dann oft gabelt — aber wie es scheint ganz unregelmäßig.

Allgemeines. Wie diese Befunde zu deuten sind, kann fraglich sein. Ob hier eine Rückbildung oder Entwickelung vorliegt, ist schwer zu sagen. Ist die Darmlakune sekundär oder primär entstanden?

Falls sie sekundär entstanden wäre, müßte das Gefäßsystem der Rhynchobdelliden ursprünglich so gewesen sein, wie bei Acanthobdella pelidina, wo es nach KOWALEVSKYS (1896a) Beschreibung aus einem ventralen und einem dorsalen Gefäß besteht, „qui donnent des vaisseaux capillaires aux parois de l'intestin", und die Darmlakune wäre dann durch Reduktion der Intestinalgefäße zu stande gekommen. Die beschriebenen Gefäßzweige und Lücken in der ventralen Wand des Dorsalgefäßes wären dann als rudimentäre Intestinalgefäße zu betrachten. Ebenso möglich ist aber auch, daß die Darmlakune primär entstanden ist und Formen wie Piscicola die ursprünglicheren sind, wo das Rückengefäß sich noch nicht vollständig von der Blutlakune isoliert hat.

Literatur.

Apathy, St. (1888a), Analyse der äußeren Körperform der Hirudineen. Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. VIII, 1888.

— (1888b), Süßwasserhirudineen. Ein System. Essay. Zool. Jahrb., Abt. System., Bd. III, 1888.

— (1897), Elemente des Nervensystems und seine topographische Beziehung zu den Zellen. Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd XII, 1897.

Bergh, R. S. (1900), Beiträge zur vergleichenden Histologie. II. Ueber den Bau der Gefäße bei den Anneliden. Anatom. Hefte, erste Abteilung, XLV. Heft (Bd. XIV, H. 2). Wiesbaden 1900.

Bidder (1868), Untersuchungen über das Blutgefäßsystem einiger Hirudineen, Dorpat 1868.

Blanchard, R. (1892), Description de la Glossiphonia tesselata etc. Mém. Soc. Zool. France, 1892.

— (1893a), Not. sur les Hirudinées. Extra Bull. Soc. Zool. France, T. XVIII, 1893.

— (1893b), Revision des Hirudinées du Musée de Turin. Boll. Mus. Zool. Anat. comp. Univers. Torino, No. 145, 1893.

Bolsius, H. (1896), La glande impaire de l'Haementeria officinalis. „La Cellule“ publiée par Carnoy, T. XII, Fasc. 1, 1896.

Bourne, A. G. (1884), Contribution to the Anatomy of the Hirudinea. Quart. Journ. Micr. Sci., Vol. XXIV, 1884.

— (1888), The vascular System of the Hirudinea. Zool. Anz., 11, 1888.

Budge, Julius (1849), Clepsine bioculata. Verh. Nat.-Hist. Verein d. preuß. Rheinlande u. Westphalen, 1849.

Bürger, O. (1894), Neue Beiträge zur Entwickelung der Hirudineen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Vol. LVIII, 1894.

— (1902), Weitere Beiträge zur Embryologie bei Clepsine. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXII, H. 2/3, 1902.

Bütschli, O. (1883), Ueber eine Hypothese bezüglich der phylogenetischen Herleitung des Blutgefäßapparates eines Teiles der Metazoen. Morph. Jahrb., Bd. VIII, 1883.

Castle, W. E. (1900), Metamerisme of the Leech. Abstr. Sci. N. S., Vol. XI, No. 266, 1900.

Chworostansky, C. (1887), Entwickelungsgeschichte des Eies bei den Hirudineen. Zool. Anz., 10. Jahrg. (51), 1887.

Dutilleul, Geo, Sur quelques points de l'anatomie des Hirudinées rhynchobdellides. Compt. Rend., T. CV (51).

— (1887), Recherches anat. et histol. sur la Pontobdella muricata. Nancy 1887 (Février 1888). Extr. de l'assoc. franç. avanc. Sc. Congrès Nancy, T. XV, 1887.

Filippi, Filippo de (1849), Sopra un nuovo genere (Haementeria) di annelidi della famiglia delle Sanguisughe. Mem. Real. Acad. Sci. Torino, X, 1849.

GOODRICH, EDW. (1899), On the communication between the Cölom and the vascular System in the Leech. Quart. Journ. Micr. Sci., Vol. XLII, 1899.

GRAF, ARN. (1899), Hirudineenstudien. Nova Acta acad. Caes. Leop. Carol. Nat. Cur., Bd. LXXII, Nr. 2, 1899.

HOFFMANN, C. K. (1880), Untersuchungen über den Bau und die Entwickelungsgeschichte der Hirudineen. Naturkund. Verhandl. d. holl. Maatsch. d. Witensk., Bd. IV, 1880.

JAQUET, M. (1886), Recherches sur le système vasculaire des Annelides. Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. VI, 1887.

JOHANSSON, LUDW. (1896a), Bidrag till kännedomen om Sveriges Ichtyobdellider (Akad. Afh.), Upsala 1896.

— (1896b), Ueber den Blutumlauf bei Piscicola und Callobdella, Upsala 1896.

— (1898), Einige system. wichtige Teile der inneren Organisation der Ichtyobdelliden. Zool. Anz., Bd. XXI, 1898.

KORSCHELT u. HEIDER (1890), Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Tiere, 1890.

KOWALEVSKY, A. (1890a), Etude sur l'anatomie de l'Acanthobdella pelidina. Bull. Acad. Imp. Sci. St. Pétersbourg, T. V, No. 4, 1896, Novem.

— (1896b), Etude sur l'anatomie de l'Archoeobdella Esmonitii de O. GRIMM. Bull. Acad. Sci. St. Pétersbourg, T. V, No. 5, 1896, Novem.

— (1897), Etudes biologiques sur les Clepsines. Mém. Acad. Imp. Sci. St. Pétersbourg, sér. VIII, T. V, No. 3, 1897.

— (1899), Etude biologique de l'Haementeria costata MÜLLER. Mém. Acad. Imp. Sci. St. Pétersbourg, sér. VIII, T. XI, No. 1, 1899.

KUPFFER, C. (1864), Blutbereitende Organe bei den Rüsselegeln. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XIV, 1864.

LANG, A. (1881), Bau von Gunda segmentata und die Verwandtschaft der Plathelminthen mit Cölenteraten und Hirudineen. Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. III, 1881.

— (1890), Ueber die äußere Morphologie von Haementeria Ghiliani. Festschr. zum 50jähr. Doktorjubil. von NÄGELI und KÖLLIKER, Zürich 1890.

— (1902), Fünfundzwanzig Thesen über den phylogenetischen Ursprung und die morphologische Bedeutung der Centralteile des Blutgefäßsystems der Tiere. Sonderabdruck Vierteljahrsschr. Naturf. Gesellschaft Zürich, Jahrg. XLVII, 1902.

LEO, J. (1835), Ueber einige ausgezeichnete anatomische und physiologische Verhältnisse der Piscicola geometra. Archiv f. Anat. Physiol., herausgeg. v. JOHANNES MÜLLER, Berlin 1835.

LEUCKART, R. (1863), Die menschlichen Parasiten, Bd. I, 1863.

— (1886—1901), Die Parasiten des Menschen und die von ihnen herrührenden Krankheiten. Bd. I, 2. Aufl., Leipzig 1886—1901.

LEYDIG, F. (1849), Zur Anatomie von Piscicola gemetrica mit teilweisem Vergleich anderer einheimischer Hirudineen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. I, 1849.

— (1851), Anatomisches über Branchellion und Pontobdella. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. III, 1851.

Moore, J. Percy (1900a), Description of Microbdella biannulata with regard to the constit. of Leech-Somite. Proc. Acad. Nat. Sci., Philadelphia 1900.
— (1900b), Note on Okas biannulate Leech (Ozobranchus). Zool. Anz., Bd. XXIII, No. 623, 1900.
Moquin-Tandon (1827), Monographie de la famille des Hirudinées, 1827.
Nusbaum, J. (1886), Recherches sur l'organogénèse des Hirudinées. Arch. slave de Biologie, 1886.
Orley, L. (1886), Les Hirudinées de Hongrie, 1886.
Oka, Asajiro (1894), Beiträge zur Anatomie der Clepsine. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LVIII, H. 1, 1894.
— (1895), Description d'une espèce d'Ozobranchus. Zool. Mag., T. VII, 1895.
— (1902), Ueber das Blutgefäßsystem der Hirudineen (vorläufige Mitteilung). Reprint. from Annotationes zoologicae Japanensis, Vol. IV, Part. 2, 1902.
Quatrefages, M. A. de (1852), Etudes sur les Types inférieurs de l'embranchement des annelés. Ann. Sci. nat. Zool., sér. III, T. X, XIV, XVIII, 1852.
Saint-Loup, R. (1885), Recherches sur l'organisation des Hirudinées. Thèses présentées à la faculté de Sciences de Paris. Paris 1885.
Shipley, A. E. (1888), On the Existence of Communications between the Bodycavity and the Vascular System. Proc. Cambridge Chil. Soc., Vol. VI, 1888.
Subatschoff, B., Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Hirudineen. Auszug v. Bergh, R. S., in Zool. Centrlbl., 8. Jahrg., No. 2.
Vaillant, Léon (1870), Contribution à l'Etude anat. du Genre Pontobdelle. Ann. d. Sci. Nat. Zool., sér. V, B, 1870.
Whitman, C. O. (1878), The embryology of Clepsine. Quart. Journ. Micr. Sci., Vol. XVIII, 1878.
— (1886), The Leeches of Japan. Quart. Journ. Micr. Sci., Vol. XXVI, 1886.
— (1884), The external morphology of the Leech. Proc. Americ. Acad. Arts and Sci., N. S. XII, 1884.
— (1892), The metamerisme of Clepsine. Festschrift zum 70. Geburtstage Rud. Leuckarts, Leipzig 1892.

Nachdem meine Arbeit geschrieben war, ist noch folgende Literatur erschienen:

Lang, A. (1903), Beiträge zu einer Trophocöltheorie. Abdruck Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXXVIII, N. F. XXXI, 1903.

Figurenerklärung.

Für alle Figuren geltende Benennungen:

b Bindegewebe des Gefäßes.
bl Blutkörperchen.
bl.d Blinddarm.
bl.s Blutsack.
bk Bindegewebe des Körperparenchyms.
c Cölomepithel („Cellules acides").
d Darm.
da Darmsinus.
dg Dorsalgefäß.
dg.w Wandung des Dorsalgefäßes.
dl Darmlakune.
ds Dorsalsinus.
ds.w Wandung des Dorsalsinus.
e Enddarm.
k Kern.
kl Klappe.
klf Bindegewebsfaden der Klappe.
klz Klappenzelle.
ktr Kontraktilsubstanz der Muskelzelle.
m Muskelzelle.
ma.e Magendarmepithel.
n Nervenstrang.
pr.a Protoplasmaachse der Muskelzelle.
r Ringmuskelzelle.
r.dm Rest der Darmmuskulatur.
s Septum.
Ss intersegmentales Septum.
i.s intrasegmentales Septum.
l Lumen des Gefäßes.
zw Intestinalzweig.

Tafel XXVI.

Fig. 1. Horizontaler Längsschnitt durch das Rückengefäß von Glossiphonia complanata an der Stelle einer Kammereinschnürung (Konturen aller Figuren mit Camera gezeichnet). Zeiß, Linse D, Ok. 4.

Fig. 2. Sagittaler Schnitt durch das Rückengefäß von Glossiphonia heteroclita. Fig. 2a. Querschnitt durch eine Klappe derselben. Zeiß: Linse D, Ok. 4.

Fig. 3. Sagittaler Längsschnitt durch das Rückengefäß von Pontobdella muricata gleich im Anfang der Testisregion. Zeiß: Linse D, Ok. 4.

Fig. 4. Tangentialer (teilweise) Schnitt durch Pontobdella muricata im vorderen Teil unmittelbar vor der Testisregion. Zeiß: Linse D, Ok. 2.

Fig. 5. Querschnitt durch das Rückengefäß von Pontobdella muricata (stark kontrahiert). *d* dorsale, *v* ventrale Seite des Gefäßes. Zeiß: Linse D, Ok. 2.

Fig. 6. Querschnitt durch das Bauchgefäß von Pontobdella muricata. (Der Kern liegt ausnahmsweise nicht in dem angeschwollenen Teil der Zelle.) Zeiß: Linse D, Ok. 2.

Fig. 7. Teils Tangential-, teils Sagittalschnitt (etwas schräg) durch das Rückengefäß von Piscicola geometrica. Zeiß: Linse D, Ok. 2.

Fig. 8. Sagittaler Längsschnitt durch das Rückengefäß von Branchellion torpedinis im Anfang der Testisregion. An einer Stelle hat der Schnitt die Wandung tangential getroffen; hier sieht man eine stark kontrahierte halbreifförmige Zelle. Zeiß: Linse D, Ok. 2.

Fig. 9. Querschnitt durch das Dorsalgefäß von Branchellion torpedinis. *d* dorsale, *v* ventrale Seite des Gefäßes. Zeiß: Linse D, Ok. 2.

Fig. 10. Sagittaler Längsschnitt durch das Herz von Haementeria Ghiliani. Zeiß: Linse 4 mm, Tubusl. 160 mm, Apert. 0,95, Ok. 4.

Fig. 11. Verschiedene Modifikationen von Muskelzellen.

Fig. 12. Schema der wichtigsten Anordnungsweise der Muskelzellen.

Tafel XXVII.

Fig. 13. Sagittalschnitt durch das letzte Intestinalsegment von Haementeria Ghiliani. Zeiß: Linse D, Ok. 1. (Das Tier war stark gekrümmt.)

Fig. 14. Querschnitt durch die Intestinalregion von Haementeria Ghiliani. Zeiß: Linse 4 mm, Apert. 0,95, Tubusl. 160 mm, Ok. 2.

Fig. 15. Querschnitt durch den distalen Teil einer Darmaussackung in der Intestinalregion von Haementeria Ghiliani. Zeiß: Linse D, Ok. 4.

Fig. 16. Sagittalschnitt durch das erste Intestinalsegment von Branchellion torpedinis. Zeiß: Linse A, Ok. 2.

Fig. 17. Klappe von Branchellion torpedinis. Zeiß: Linse D, Ok. 2.

Fig. 18. Sagittalschnitt durch das erste Intestinalsegment von Glossiphonia complanata. Zeiß: Linse A, Ok. 2.

Fig. 19. Querschnitt durch die Intestinalgegend von Glossiphonia complanata an einer Stelle, wo Gefäße an die Darmwand abgehen.

Fig. 20. Do. an einer Stelle, wo kein Gefäß an die Darmwand geht.

Tafel XXVIII.

Fig. 21. Sagittalschnitt durch einen Teil der Intestinalregion von Piscicola geometrica. Zeiß: Linse A, Ok. 2.

Fig. 22. Querschnitt durch die Intestinalregion von Piscicola geometrica. Zeiß: Linse 16 mm, Apert. 0,30, Ok. 4.

Fig. 23. Sagittalschnitt durch einen Teil der Intestinalregion von Pontobdella muricata. Zeiß: Linse D, Ok. 1.

Fig. 24. Querschnitt durch die Intestinalregion von Pontobdella muricata. Zeiß: Linse A, Ok. 2.

Fig. 25. Schematischer Sagittalschnitt durch die ganze Intestinalgegend von Haementeria Ghiliani.

Fig. 26. Do. von Branchellion torpedinis.

Fig. 27. Do. von Glossiphonia complanata.

Fig. 28. Do. von Glossiphonia marginata.

Fig. 29. Do. von Piscicola geometrica.

Fig. 30. Do. von Pontobdella muricata.

Fig. 31. Längsschnitt durch einen Teil des Bauchgefäßes und des Blutsackes, um die Verbindung des Bauchgefäßes mit dem Blutsack zu zeigen.

Jahresbericht
der
Medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft
zu Jena
für das Jahr 1903 erstattet von

Felix Auerbach,
z. Z. I. Vorsitzender.

I. Sitzungen.

Im Jahre 1903 fanden 14 Gesamtsitzungen mit 17 Vorträgen, außerdem 7 Sitzungen der Sektion für Heilkunde mit 14 Vorträgen und 9 Demonstrationen statt.

A. Gesamtsitzungen.

1. Sitzung am 16. Januar.

Herr Pulfrich: Ueber stereoskopische Messungen auf dem Monde.

Derselbe: Ueber ein neues Verfahren zur Aufnahme topographischer Karten.

2. Sitzung am 30. Januar.

Herr Eggeling: Ueber die Phylogenie der Mammarorgane.

3. Sitzung am 13. Februar.

Herr Biedermann: Neuere Anschauungen über die Nervenerregung.

4. Sitzung am 27. Februar.

Herr Leubuscher (aus Meiningen, als Gast): Soziale Aufgaben der Schule und Schulärzte.

5. Sitzung am 8. Mai.

Herr Knopf: Ueber neue Sterne.
„ Walther: Ueber ein neues Insekt aus dem lithographischen Schiefer.

6. Sitzung am 22. Mai.

Herr Auerbach: Ueber den wissenschaftlichen Begriff der Temperatur.

7. Sitzung am 12. Juni.

Herr Haeckel: Ueber Stammesgeschichte der Wirbeltiere.

8. Sitzung am 26. Juni.

Herr Fr. Schulz: Ueber Gallenfarbstoffe bei Mollusken.
„ Köhler: Ueber Demonstration von Komplementärfarben.

9. Sitzung am 10. Juli.

Herr Duden: Ueber unsere gegenwärtige Kenntnis der radioaktiven Stoffe.

10. Sitzung am 24. Juli.

Herr Lubosch: Ueber Hermaphroditismus bei Wirbeltieren.

11. Sitzung am 30. Oktober.

Herr Emil Schmidt: Ueber die Rassen Indiens und Ceylons.

12. Sitzung am 13. November.

Derselbe: Fortsetzung (Demonstrationen).

13. Sitzung am 27. November.

Herr Riedel: Ueber die Erfolge der operativen Behandlung der Blinddarmentzündung im letzten Semester.

14. Sitzung am 11. Dezember.

Herr Grohé: Ueber doppelseitigen Radiusdefekt, mit Demonstration.

B. Sitzungen der Sektion für Heilkunde.

(Bericht erstattet von Herrn Professor Dr. E. Hertel.)

1. Sitzung am 5. Februar.

1) Herr Boldt: Zur Differentialdiagnose der Hysterie und multiplen Sklerose.
2) „ Hertel: Ueber Paraffinprothesen in der Orbita.
3) „ Stintzing: Demonstration.

2. Sitzung am 19. Februar.

1) Herr Kessel: Leistungen einer Blinden und Tauben.
2) „ Schultze: Ueber Operationen mit dem Reverdinschen Apparat.

3. Sitzung am 27. Mai.

1) Herr Gross: Das Symptom des intermittierenden Hinkens.
2) „ Wagenmann: a) Ueber einen Fall von Cysticerkus im Auge.
b) Ueber einen Fall von intraokularem Eisensplitter.
3) „ Gross: Demonstration.
4) „ Lommel: Demonstration.

4. Sitzung am 2. Juli.

1) Herr Matthes: Untersuchungen über Viscosität.
2) „ Gross: Demonstration.
3) „ Lommel: Demonstration.
4) „ Stintzing: verschiedene Demonstrationen.

5. Sitzung am 16. Juli.

1) Herr Grober: Bakterienbefunde bei Herpes.
2) „ Lommel: Ueber Pubertätsalbuminurie.
3) „ Krönig: a) Ueber spastischen Ileus.
b) Zur Behandlung des Uteruskarcinoms.

6. Sitzung am 19. November.

1) Herr Wagenmann: Ueber Eisensplitterverletzungen des Auges.
2) „ Stintzing: Demonstration.

7. Sitzung am 17. Dezember.

1) Herr Binswanger: Ueber traumatische Hysterie.
2) „ Boldt: Ueber myasthenische Paralyse.

II. Bibliothekarischer Bericht.

Im Tauschverkehr der Gesellschaft ist keine Aenderung eingetreten. Alle Eingänge wurden den Satzungen gemäß der Universitätsbibliothek überwiesen. Für die ihr gemachten Schenkungen spricht die Gesellschaft hierdurch ihren Dank aus.

Von den folgenden Gesellschaften und Schriftleitungen hat die Gesellschaft im Jahre 1903 im Schriftentausch oder als Geschenk deren Veröffentlichungen erhalten:

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
	Deutsches Reich.	
1) Berlin	Deutsche Chemische Gesellschaft	Centralblatt.
2) „	Gesellschaft naturforsch. Freunde	Sitzungsberichte.
3) Bonn	Naturhistor. Verein d. Rheinlande	Verhandlungen.
4) „	Niederrhein. Gesellschaft f. Natur- u. Heilkunde	Sitzungsberichte.

	Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
5)	Breslau	Schlesische Gesellschaft f. vaterländische Kultur	Jahresberichte.
6)	Danzig	Naturforschende Gesellschaft	Schriften.
7)	Frankfurt a. M.	Senckenberg. naturf. Gesellsch.	Abhandlungen.
8)	„	„ „ „	Berichte.
9)	Freiburg i. B.	Naturforschende Gesellschaft	Berichte.
10)	Gießen	Zoologische Jahrbücher, Abt.	für Systematik etc.
11)	„	„ „ Abt.	für Ontogenie etc.
12)	Halle	Kaiserl. Leopold.-Carol. Akademie der Naturforscher	Verhandlungen.
13)	„	Naturforschende Gesellschaft	Abhandlungen.
14)	„	Thüringisch-Sächsischer Naturwissenschaftlicher Verein	Zeitschrift.
15)	„	„ „	Bericht.
16)	Hamburg	Naturwissenschaftlicher Verein	Abhandlungen.
17)	„	„ „	Verhandlungen.
18)	Heidelberg	Morphologisches Jahrbuch.	
19)	Helgoland	Biologische Anstalt	Veröffentlichungen.
20)	Kiel	Wiss. Kommission z. Untersuch. d. deutschen Meere	Veröffentlichungen.
21)	Königsberg i. P.	Physikal.-ökonomische Gesellsch.	Schriften.
22)	München	K. B. Akademie d. Wissensch., Math.-physik. Klasse	Abhandlungen.
23)	„	„ „	Sitzungsberichte.
24)	„	„ „	Festreden.
25)	Reinerz	Schlesischer Bädertag	Verhandlungen.
26)	Würzburg	Physikalisch-mediz. Gesellschaft	Sitzungsberichte.
27)	„	„ „ „	Verhandlungen.

Oesterreich-Ungarn.

28)	Graz	Naturw. Verein f. Steiermark	Mitteilungen.
29)	Krakau	Akademie der Wissenschaften	Anzeiger.
30)	„	„ „ „	Katalog Literatury Naukowej Polskiej.
31)	Prag	K. Böhmische Gesellschaft der Wissenschaften	Sitzungsberichte.
32)	„	„ „	Jahresberichte.
33)	„	„ „	Bericht üb. d. Säkularf. d. Tycho Brahe.
34)	„	„ „	Studnička, Ber. über d. astrolog. Studien d. Tycho Brahe.

	Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
35)	Prag	K. Böhmische Gesellschaft der Wissenschaften	MATIEGKA, Ber. über die Untersuch. d. Gebeine T. BRAHE's.
36)	Wien	Kais. Akad. der Wissenschaften, Math.-naturw. Klasse	Denkschriften.
37)	„	„ „	Sitzungsberichte.
38)	„	„ „	Anzeiger.
39)	„	„ „	Mitteilungen der Erdbeben-Kommission.
40)	„	K. K. Geologische Reichsanstalt	Jahrbuch.
41)	„	„ „	Verhandlungen.
42)	„	„ „	Abhandlungen.
43)	„	K. K. Zoolog.-botan. Gesellsch.	Verhandlungen.

Schweiz.

44)	Bern	Schweizer. Naturf. Gesellsch.	Denkschriften.
45)	„	„ „ „	Verhandlungen.
46)	„	„ „ „	Compte Rendu.
47)	„	Naturforschende Gesellschaft	Mitteilungen.
48)	Genf	Institut National Genevois	Bulletin.
49)	„	„ „ „	Mémoires.
50)	„	Société de Physique et d'Histoire naturelle	Mémoires.

Italien.

51)	Bologna	Accademia delle Scienze dell' Istituto di Bologna	Memorie.
52)	„	„ „	Rendiconti.
53)	Florenz	Società Botanica Italiana	Nuovo Giornale.
54)	„	„ „ „	Bullettino.
55)	Mailand	Società Italiana di Scienze Naturali	Atti.
56)	„	„ „ „ „	Memorie.
57)	Neapel	R. Accademia delle Scienze Fisiche e Matematiche	Atti.
58)	„	„ „	Rendiconti.
59)	„	Zoologische Station	Mitteilungen.
60)	Pisa	Società Toscana di Scienze Naturali	Atti: 1) Memorie.
61)	„	„ „ „ „	2) Processi verbali.
62)	Rom	Laboratorio di Anatomia normale	Ricerche.
63)	Turin	Archivio per le Scienze Mediche.	
64)	„	R. Accademia delle Scienze	Memorie.
65)	„	„ „	Atti.
66)	„	„ „	Osservazioni meteorologiche.

	Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
		Frankreich.	
67)	Caen	Société Linnéenne de Normandie	Bulletin.
68)	„	„ „ „	Mémoires.
69)	Marseille	Musée d'Histoire natur. (Zoologie)	Annales.
70)	„	Faculté des Sciences	Annales.
71)	„	Annales de l'Institut Colonial.	
72)	Paris	Musée d'Histoire naturelle	Archives.
73)	„	„ „ „	Bulletins.
74)	„	L'Année Biologique.	
75)	„	Société de Biologie	Comptes Rendus.
76)	„	Société zoologique de France	Mémoires.
77)	„	„ „ „	Bulletin.
78)	„	Archives de Zoologie expérimentale.	
		Belgien.	
79)	Brüssel	Académie R. des Sciences, des Lettres et des Beaux Arts	Bulletins.
80)	„	„ „	Mémoires.
81)	„	„ „	Mém. couronnés (8°).
82)	„	„ „	Mém. cour. (4°).
83)	„	„ „	Annuaire.
84)	„	Société entomologique	Annales.
85)	Löwen	La Cellule.	
86)	Lüttich	Archives de Biologie.	
		Holland.	
87)	Amsterdam	K. Akademie van Wetenschapen, Wis- en natuurkundige Afdeel.	Verhandelingen.
88)	„	„ „	Verslagen.
89)	„	„ „	Jaarboek.
90)	's Gravenhage	K. Natuurkundige Vereeniging in Nederlandsch-Indie	Tijdschrift.
91)	Haarlem	Musée Teyler	Archives.
92)	Leiden	Nederlandsche Dierkundige Vereeniging	Tijdschrift.
93)	„	„ „	Aanwinsten v. de Bibliothek.
94)	„	Botanisches Centralblatt.	
		Großbritannien.	
95)	Cambridge	Philosophical Society	Transactions.
96)	„	„ „	Proceedings.

	Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
97)	Dublin	R. Dublin Society	Economic Proceedings.
98)	„	„ „	Scientific Proceedings.
99)	„	„ „	Scientific Transactions.
100)	Edinburgh	Royal Society	Transactions.
101)	„	„ „	Proceedings.
102)	„	R. Physical Society	Proceedings.
103)	London	Linnean Society	Transactions.
104)	„	„ „	Journal.
105)	„	„ „	Proceedings.
106)	„	R. Microscopical Society	Journal.
107)	„	Royal Society	Philosoph. Transactions.
108)	„	„ „	Proceedings.
109)	„	„ „	Year Book.
110)	„	„ „	Reports to the Malaria Committee.
111)	„	„ „	Reports to the Evolution Committee.
112)	„	Zoölogical Society	Transactions.
113)	„	„ „	Proceedings.
114)	„	„ „	List of Fellows.
115)	„	Annals and Magazine of Natural History.	
116)	Oxford	Quarterly Journal of Microscopical Science.	

Dänemark.

117)	Kopenhagen	K. Danske Videnskab. Selskab	Skrifter.
118)	„	„ „ „	Oversigt.

Norwegen.

119)	Christiania	Norske Medicinske Selskab	Forhandlinger.
120)	„	„ „ „	Norsk Magazin.

Schweden.

121)	Stockholm	Nordiskt Medicinskt Arkiv.	
122)	„	Svenska Läkare Sällskap	Hygiea.
123)	„	„ „ „	Förhandlingar.
124)	„	K. Svenska Vetenskaps-Akademie	Handlingar.
125)	„	„ „	Bihang.
126)	„	„ „	Öfversigt.
127)	„	K. Svenska Vetenskaps-Akademie	Lefnadsteckningar.
128)	„	„ „	BERZELIUS, Själfbiografiska Anteckningar.

	Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
129)	Upsala	Kongl. Vetenskapssocietet	Nova Acta.
130)	"	Universität	Bulletin of the Geolog. Instit.
131)	"	"	Läkare Förenings Förhandlingar.

Rußland.

132)	Helsingfors	Finska Vetenskaps Societet	Acta.
133)	"	" " "	Ofversigt.
134)	"	" " "	Bidrag till Kännedom of Finnlands Natur och Folk.
135)	"	" " "	Observations météorolog.
136)	Moskau	Société Impériale des Naturalistes	Bulletin.
137)	"	" " " "	Nouveaux Mémoires.
138)	St. Petersburg	Comité géologique	Mémoires.
139)	"	" "	Bulletin.
140)	"	" "	Bibliothèque géolog. de la Russie.
141)	"	Akademie der Wissenschaften	Bulletin.
142)	"	" " "	Catalogue d. livres publiés.
143)	"	Institut Impér. de Médecine expérimentale	Archives.

Rumänien.

144)	Jassy	Société des Médecins et des Naturalistes	Bulletin.

Afrika.

145)	Kapstadt	Department of Agriculture	Annual Report of the Geolog. Commission.

Nordamerika.

I. Canada.

146)	Montreal	Royal Society of Canada	Proceedings and Transactions.
147)	Ottawa	Geolog. and Nat. History Survey of Canada	Reports.
148)	"	" "	Catalogue of Canad. plants.

	Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
		II. Vereinigte Staaten.	
149)	Baltimore	Johns Hopkins University	Circulars.
150)	„	„ „ „ Biological Laboratory	Memoirs.
151)	Boston	Society of Natural History	Memoirs.
152)	„	„ „ „ „	Proceedings.
153)	„	„ „ „ „	Occasional Papers.
154)	Cambridge	Mus. of Comparative Zoölogy	Memoirs.
155)	„	„ „ „ „	Annual Report.
156)	„	„ „ „ „	Bulletins.
157)	„	The American Naturalist.	
158)	Chicago	Academy of Sciences	Bulletin.
159)	„	„ „ „	Bulletin of the Geol. and. Nat. Hist. Survey.
160)	Granville (Ohio)	Scientific Laboratories of Denison University	Bulletin.
161)	St. Louis	Missouri Botanical Garden	Annual Report.
162)	„	Academy of Science	Transactions.
163)	New Haven	Connecticut Academy of Arts and Sciences	Transactions.
164)	„	The American Journal of Science.	
165)	Philadelphia	Journal of Comparative Medicine.	
166)	„	Academy of Natural Sciences	Proceedings.
167)	Tufts College (Mass.)		Studies.
168)	Washington	U. S. National Museum	Bulletins.
169)	„	„ „ „	Special Bulletins.
170)	„	„ „ „	Proceedings.
171)	„	Smithsonian Institution	Report.
172)	„	U. S. Geological Survey	Bulletins.
173)	„	„ „ „	Annual Reports.
174)	„	„ „ „	Monographs.
175)	„	„ „ „	Mineral Ressources.
176)	„	„ „ „	Schrader a. Stephen, Geol. a. Miner. Ressources of the Copper River District.
177)	„	„ „ „	Brooks, Richardson, Collier, Mendenhall, Reconnaissances in the Cape Nome a. Norton Bay Regions.

	Ort	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
		Südamerika.	
		I. Chile.	
178)	Santiago	Société scientifique du Chili	Actes.
		II. Argentinien.	
179)	Córdoba	Academia Nacional de Ciencias	Boletin.
		III. Brasilien.	
180)	S. Paulo	Museu Paulista	Revista.
181)	Rio de Janeiro	Museu Nacional	Archivos.
		Australien.	
182)	Melbourne	Royal Society of Victoria	Proceedings.
183)	"	" " " "	Transactions.
184)	Sydney	Royal Society of New South Wales	Journal and Proceedings.
185)	"	" " " " " "	Abstracts of Proceedings.
186)	"	Linnean Soc. " " " "	Proceedings.
187)	"	Australasian Association	Report.
		Japan.	
188)	Tokio	College of Science, Imperial University	Journal.
189)	"	Medicinische Fakultät der K. Universität	Mitteilungen.

Von den Schriften der Gesellschaft erschienen im Jahre 1903:

Jenaische Zeitschrift, Bd. XXXVII oder N. F. Bd. XXX Heft 3/4 und Bd. XXXVIII oder N. F. Bd. XXXI Heft 1 u. 2.

III. Kassenbericht

erstattet vom zweiten Vorsitzenden J. Walther.

Der Kassenbericht wurde von Herrn Thomae geprüft und richtig befunden. Die Einnahmen betrugen:

Mitgliederbeiträge und Eintrittsgelder	M.	644
Abonnenten der Jenaischen Zeitschrift	"	64
Jährlicher Beitrag der G. H. Regierungen	"	1800
	M.	2508

Die Ausgaben betrugen:

Verwaltungskosten	227 M.	50 Pfg.	
Druckkosten für die Jenaische Zeitschrift	1746 „	50 „	
	1974 M.	— Pfg.	

Vermögen	Barvorrat	71 M.	59 Pfg.
	Sparkassebuch	1686 „	33 „
	An Zinsen pro 1903	30 „	— „
		1787 M.	92 Pfg.

IV. Vorstand, Tauschkommission, Mitglieder.

Den Vorstand der Gesellschaft bildeten im Jahre 1903:

Felix Auerbach, I. Vorsitzender,
Johannes Walther, II. Vorsitzender und Kassenwart,
Friedrich Maurer, Herausgeber der Zeitschrift,
(†) Karl Konrad Müller, Bibliothekar.

Die Tauschkommission bestand aus dem Vorstand und den Herren Gustav Fischer, Adolf Winkelmann, Ernst Stahl.

Die Wahl des I. Vorsitzenden für das Jahr 1904 in der Schlußsitzung am 11. Dezember fiel auf

Herrn Riedel.

Die anderen Mitglieder des Vorstandes und die Tauschkommission wurden durch Zuruf wiedergewählt, mit der Maßgabe, daß an Stelle von K. K. Müller demnächst ein anderes Mitglied in den Vorstand eintreten soll.

Im Jahre 1903 verlor die Gesellschaft durch den Tod ihr Ehrenmitglied Carl Gegenbaur, sowie die Mitglieder K. K. Müller, Wilhelm Koch, Gotth. Prüssing, R. Teuscher; durch Wegzug 5 weitere Mitglieder. Dagegen wurden neu aufgenommen die Herren:

Dr. von dem Borne, Dr. K. Walther,
Oberlehrer Totzke, Dr. M. Sprockhoff.
Prof. Dr. B. Krönig,

Die Gesamtzahl der Ehrenmitglieder und ordentlichen Mitglieder beträgt am Jahresschluß 104.

Mitgliederverzeichnis.

Frühere Ehrenmitglieder waren:

	Jahr der Ernennung
Karl Schimper († 1867)	1855
Dietrich Georg Kieser († 1862)	1857
Louis Soret († 1890)	1864
Albert von Bezold († 1868)	1866
Thomas Huxley († 1895)	1867
Matthias Jacob Schleiden († 1881)	1878
Oskar Schmidt († 1886)	1878
Charles Darwin († 1882)	1878
Franz von Ried († 1895)	1892
Carl Gegenbaur († 1903)	1873

I. Ehrenmitglieder.

		Jahr der Ernennung
1)	Ottomar Domrich, Meiningen	1892
2)	Ernst Haeckel, Jena	1894
3)	Bernhard Sigismund Schultze, Jena	1897
4)	Gustav Fischer, Jena	1902

II. Ordentliche Mitglieder.

			Jahr der Aufnahme
1)	Prof. Dr. Ernst Abbe	Jena	1863
2)	Prof. Dr. Hermann Ambronn	"	1899
3)	Prof. Dr. Günther Anton	"	1902
4)	Prof. Dr. Felix Auerbach	"	1889
5)	Prof. Dr. Karl von Bardeleben, Hofrat	"	1873
6)	Dr. Hans Berger, Privatdozent	"	1898
7)	Prof. Dr. Wilhelm Biedermann, Geh. Hofrat	"	1888
8)	Dr. med. G. Binder, prakt. Arzt	"	1900
9)	Prof. Dr. Otto Binswanger, Geh. Med.-Rat	"	1882
10)	Dr. med. Fritz Bockelmann, Sanitätsrat	Rudolstadt	1875
11)	Victor Börngen, Oberlandesgerichtsrat	Jena	1900
12)	Dr. Georg von dem Borne	"	1903
13)	K. Brauckmann, Institutsdirektor	Wenigenjena	1900
14)	Wilhelm Butz, Realschuldirektor a. D.	Jena	1892
15)	Dr. Siegfried Czapski, Fabrikleiter	"	1885
16)	Prof. Dr. Berthold Delbrück	"	1885
17)	Prof. Dr. Wilhelm Detmer	"	1875
18)	Prof. Dr. Carl Dove	"	1899
19)	Prof. Dr. Paul Duden	"	1894
20)	Prof. Dr. Wilhelm Edler	"	1901
21)	Dr. Heinrich Eggeling, Geh. Staatsrat, Universitäts-Kurator	"	1887
22)	Dr. Heinrich Eggeling, Prosector	"	1902
23)	Dr. med. Gustav Eichhorn, prakt. Arzt	"	1891
24)	Prof. Dr. Hermann Engelhardt, Med.-Rat	"	1888
25)	Prof. Dr. Paul Fraisse	"	1899
26)	Heinrich Friese, Privatgelehrter	"	1900
27)	Prof. Dr. Gottlob Frege	"	1874
28)	Dr. Christian Gänge, Privatdozent	"	1875
29)	Prof. Dr. August Gärtner, Geh. Hofrat	"	1886
30)	Dr. Ernst Giese, Privatdozent	"	1893
31)	Prof. Dr. Georg Götz, Geh. Hofrat	"	1889
32)	Dr. Karl Graf, prakt. Arzt	"	1898
33)	Dr. Julius Grober, Privatdozent	"	1899
34)	Dr. Berthold Grohé, Privatdozent	"	1899
35)	Dr. Heinrich Gross, Privatdozent	"	1902
36)	Prof. Dr. Ferdinand Gumprecht, Med.-Rat	Weimar	1892

		Jahr der Aufnahme
37) Prof. Dr. August Gutzmer	Jena	1899
38) Prof. Dr. Ernst Hertel	„	1898
39) Dr. Herschkowitsch	„	1901
40) Prof. Dr. Heinrich Immendorff	„	1901
41) Prof. Dr. Johannes Kessel	„	1886
42) Prof. Dr. Heinrich Kionka	„	1901
43) Prof. Dr. Otto Knopf	„	1889
44) Prof. Dr. Ludwig Knorr, Geh. Hofrat	„	1889
45) Rudolf Koch, Bankier	„	1893
46) Dr. phil. Köhler	„	1900
47) Dr. Karl Kolesch, Gymnasiallehrer	„	1891
48) Prof. Dr. Bernhard Krönig	„	1903
49) Dr. Otto Lemmermann, Privatdozent	„	1900
50) Prof. Dr. Albert Leitzmann	„	1901
51) Geh. Hofrat Prof. Dr. Gottlob Linck	„	1894
52) Dr. Felix Lommel, Privatdozent	„	1902
53) Dr. Wilhelm Lubosch, Privatdozent	„	1902
54) Dr. med. Marburg	„	1902
55) C. Matthes, Stadtrat, Rentier	„	1896
56) Prof. Dr. Hermann Matthes	„	1900
57) Prof. Dr. Max Matthes	„	1891
58) Prof. Dr. Friedrich Maurer	„	1901
59) Prof. Dr. Wilhelm Müller, Geh. Hofrat	„	1865
60) Dr. Alfred Noll, Privatdozent	„	1901
61) Dr. Max Pauly, Fabrikdirektor a. D.	„	1897
62) Prof. Ernst Pfeiffer, Institutsdirektor	„	1887
63) Ernst Piltz, Institutslehrer	„	1893
64) Dr. Karl Pulfrich	„	1891
65) Dr. Paul Rabe, Privatdozent	„	1899
66) Prof. Rudolf Rau	„	1902
67) Prof. Dr. Bernhard Riedel, Geh. Med.-Rat	„	1889
68) Dr. Paul Riedel	„	1893
69) Prof. Dr. Eduard Rosenthal	„	1897
70) Dr. Leo Sachse, Gymnasiallehrer a. D.	„	1876
71) Prof. Dr. Emil Schmidt	„	1901
72) Dr. Otto Schott, Fabrikleiter	„	1882
73) Paul Schultze, Oberinspektor	„	1879
74) Dr. Leonhard Schultze, Privatdozent	„	1899
75) Prof. Dr. Friedrich Schulz	„	1898
76) Prof. Dr. Moritz Seidel, Geh. Med.-Rat	„	1864
77) Dr. med. Lucas Siebert, Med.-Rat	„	1881
78) Dr. Siedentopf	„	1900
79) Dr. Maxim. Sprockhoff	„	1903
80) Prof. Dr. Ernst Stahl	„	1881
81) Prof. Dr. Roderich Stintzing, Geh. Med.-Rat	„	1890
82) Dr. Heinrich Stoy, Privatdozent, Institutsdirektor	„	1877

			Jahr der Aufnahme
83)	Prof. Dr. Rudolf Straubel	Jena	1894
84)	Dr. med. Strohmeyer	„	1902
85)	Prof. Dr. Johannes Thomae, Geh. Hofrat	„	1879
86)	Prof. Dr. August Thon, Geh. Justizrat	„	1896
87)	Theodor Totzke, Lehrer em.	„	1903
88)	Dr. phil. H. Türck, Privatgelehrter	„	1900
89)	August Vogt, Landkammerrat	„	1897
90)	Prof. Dr. Eduard Vongerichten	„	1902
91)	Geh. Med.-Rat Prof. Dr. August Wagenmann	„	1892
92)	Prof. Dr. Johannes Walther	„	1886
93)	Dr. Karl Walther	„	1903
94)	Dr. med. Weinert, prakt. Arzt	„	1897
95)	Prof. Dr. Adolf Winkelmann, Geh. Hofrat	„	1886
96)	Dr. Wilhelm Winkler, Privatgelehrter	„	1887
97)	Prof. Dr. Ludwig Wolff	„	1892
98)	Prof. Dr. Heinrich Ernst Ziegler	„	1898
99)	Dr. phil. Zschimmer	„	1900
100)	Dr. Richard Zsigmondy, Privatgelehrter	„	1897

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 2633

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 2632

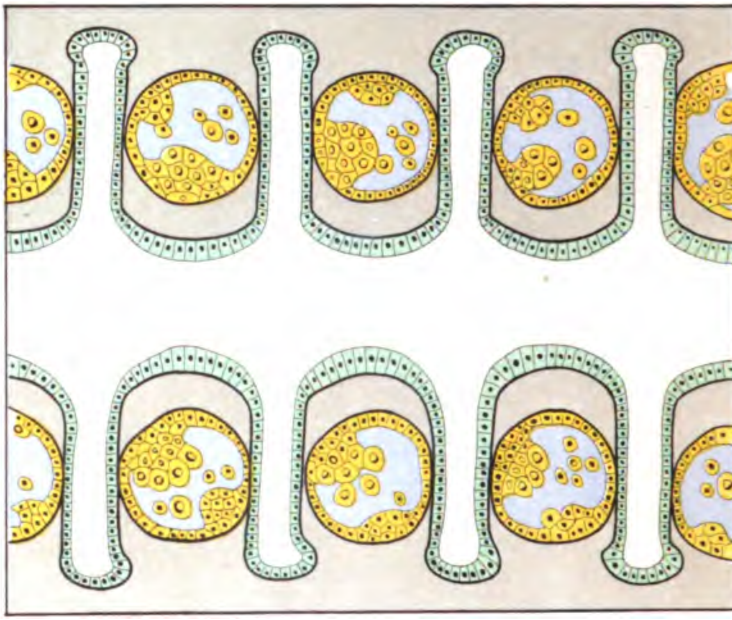


Fig. 1.

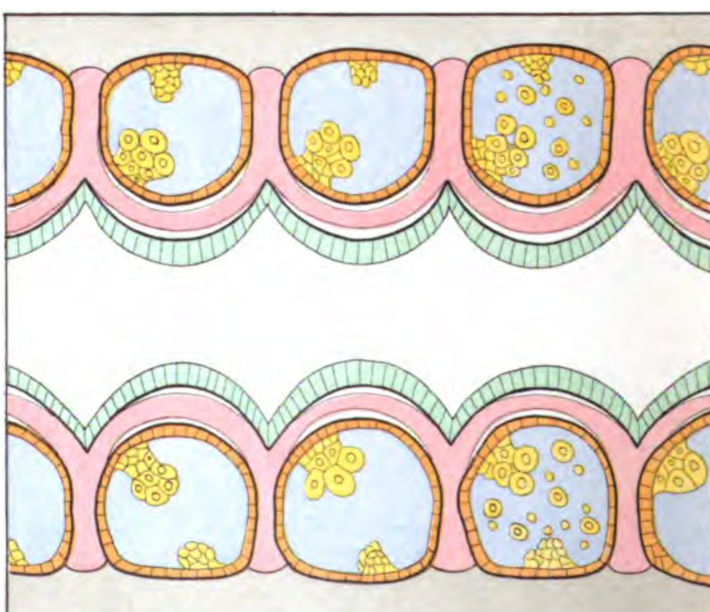


Fig. 2.

Lang [illegible] Verlag von Gusta

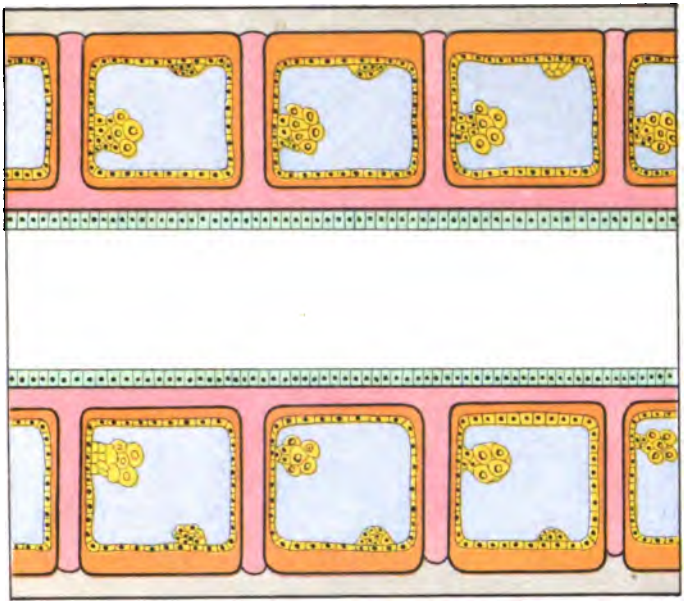


Fig. 3.

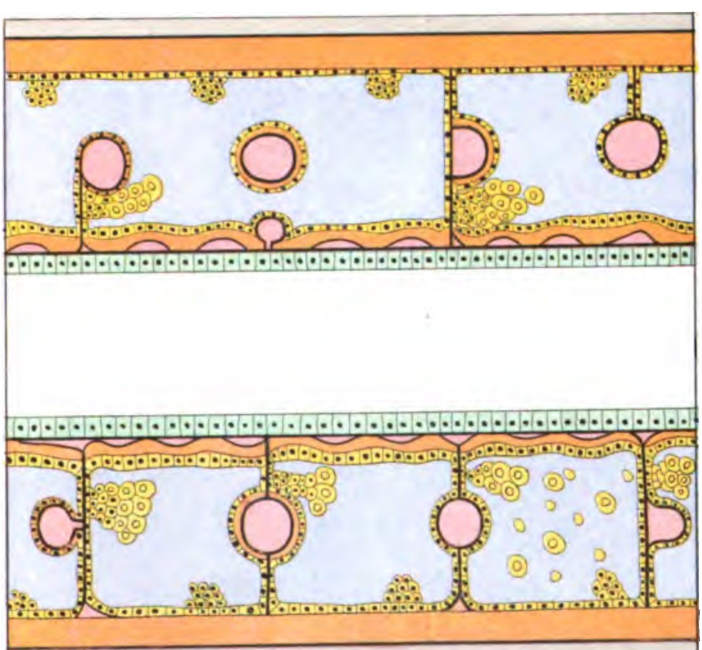


Fig. 4.

Fischer in Jena.

Lithographie v. E. Schaal, Jena.

Fig. 5.

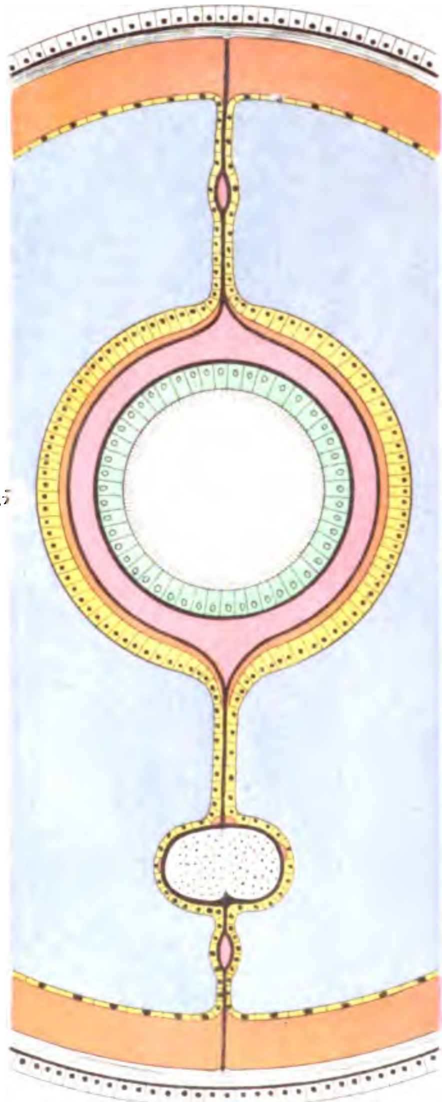


Fig. 6.

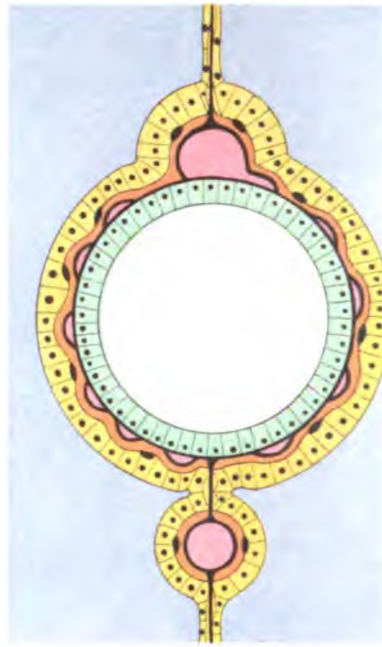


Fig. 13.

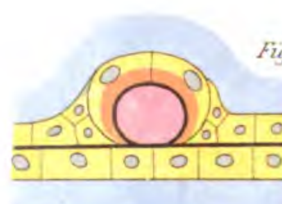


Fig. 14.

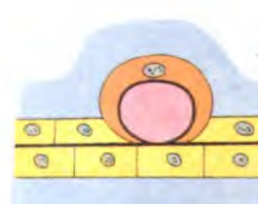
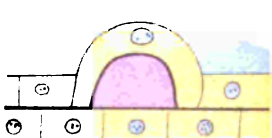


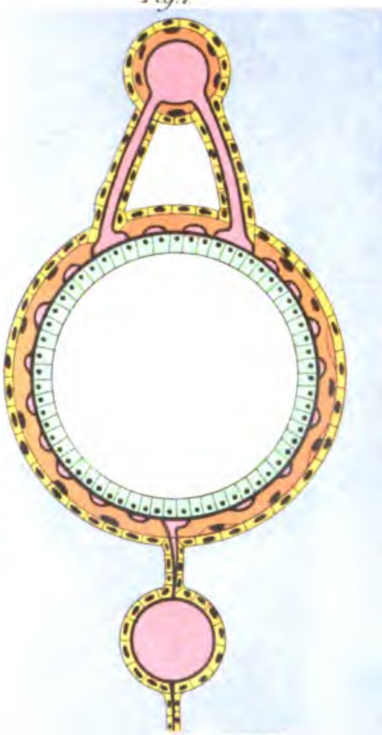
Fig. 12.



Lang [illegible]

Verlag von Gustav

Fig. 7.



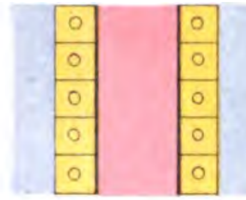


Fig. 8.

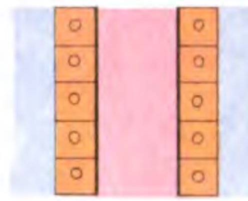


Fig. 9.



Fig. 10.

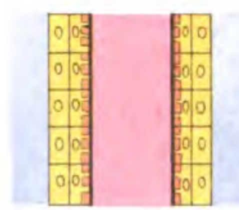


Fig. 11.

Fig. 15.

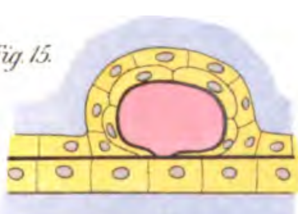
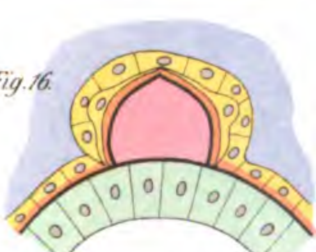


Fig. 16.



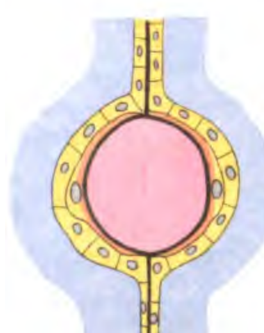


Fig. 17.

Fischer in Jena.

Lithographie v. E. Schaal, Jena.

Fig. 18.

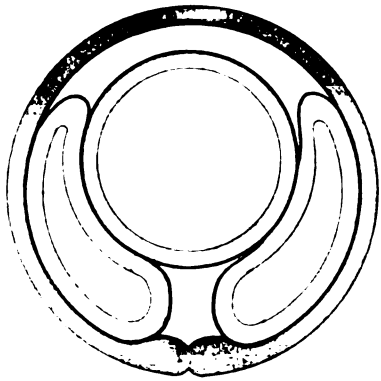


Fig. 21.

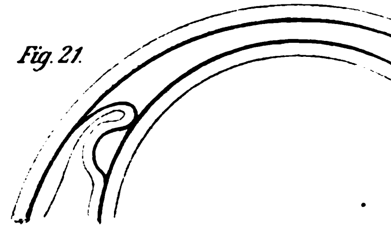


Fig. 22.

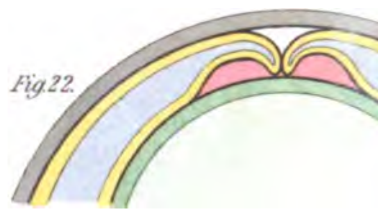


Fig. 19.



Fig. 23.

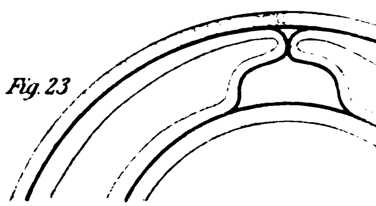


Fig. 24.

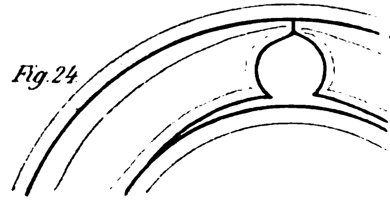


Fig. 20.

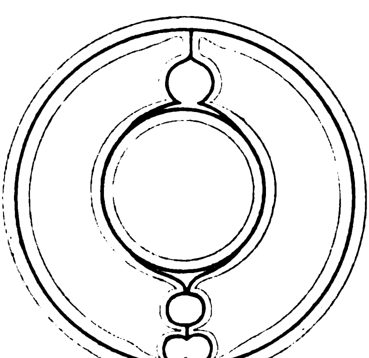
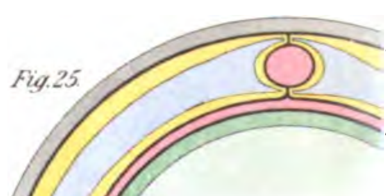


Fig. 25.



Lang del.

Verlag von Gustav



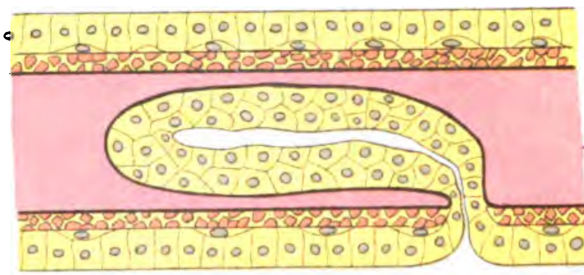


Fig. 26.

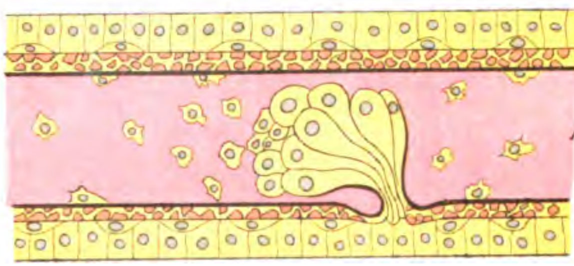


Fig. 27.

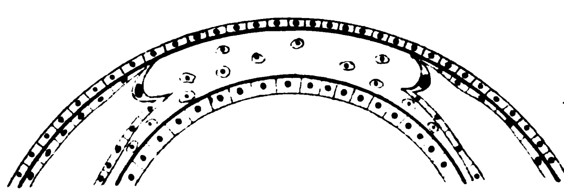


Fig. 28.

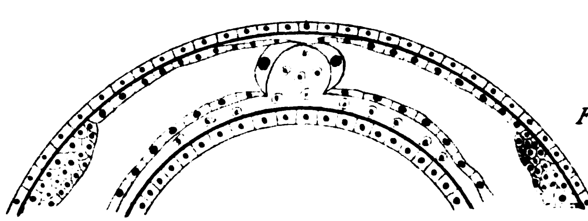


Fig. 29.

Fischer in Jena.

Lithographie v. E. Schaal, Jena.

Fig. 30.

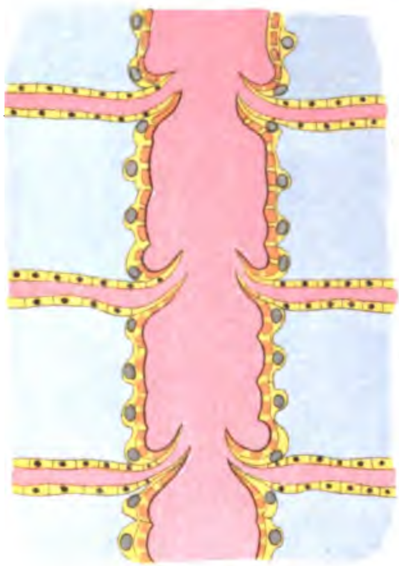


Fig. 31.

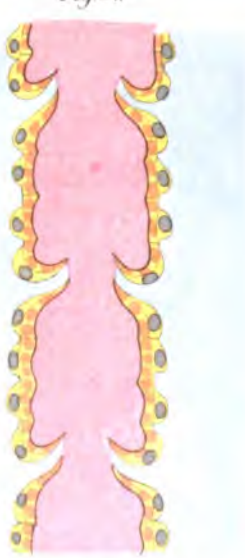


Fig. 33.

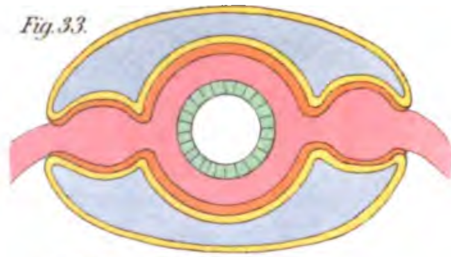


Fig. 34.

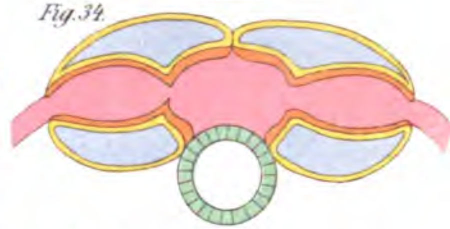


Fig. 35.

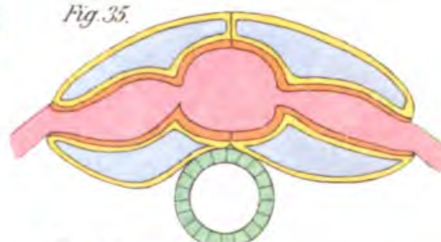


Fig. 36.

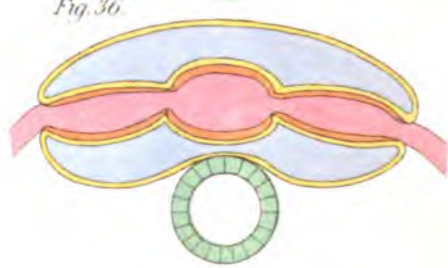
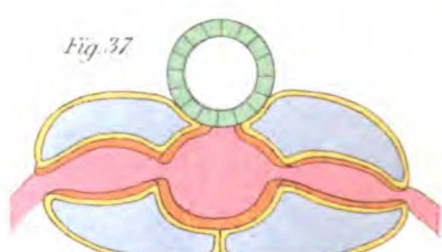


Fig. 37.



Lang

Gustav

Fig. 32.

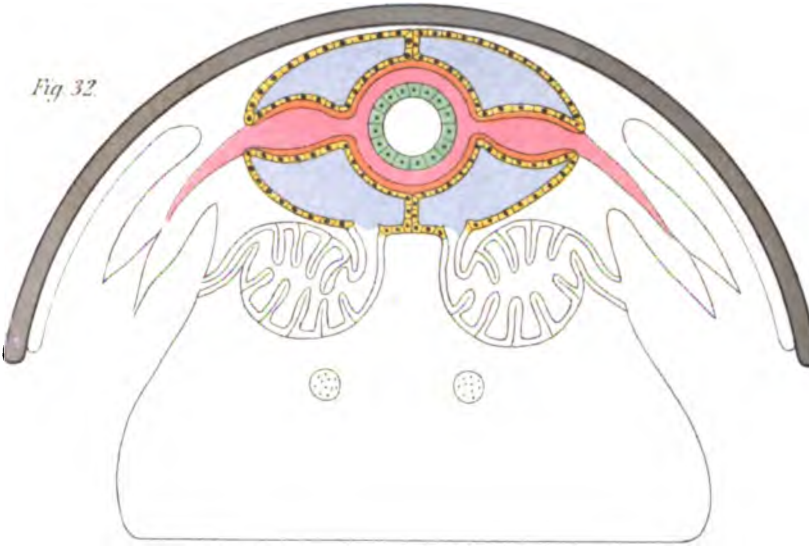


Fig. 38.

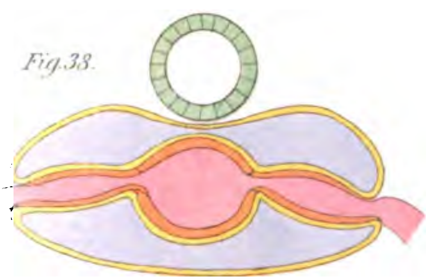
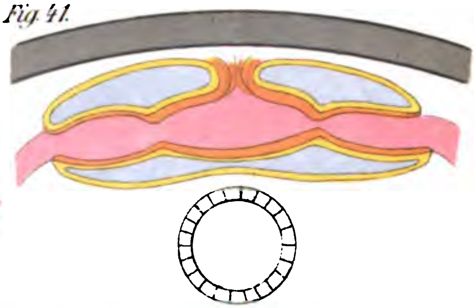


Fig. 41.



g. 39.

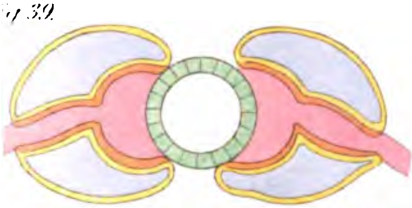
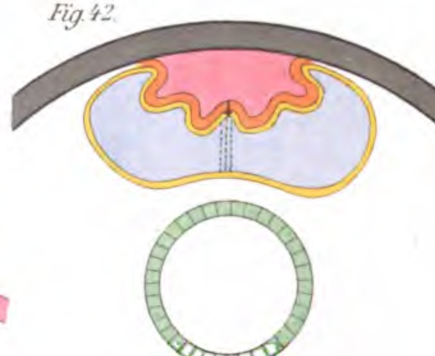
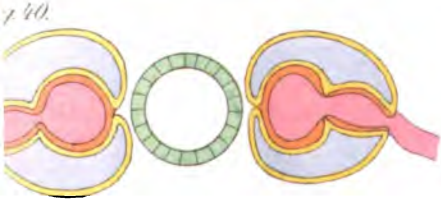


Fig. 42.



g. 40.



ischer in Jena.

Fig. 43.

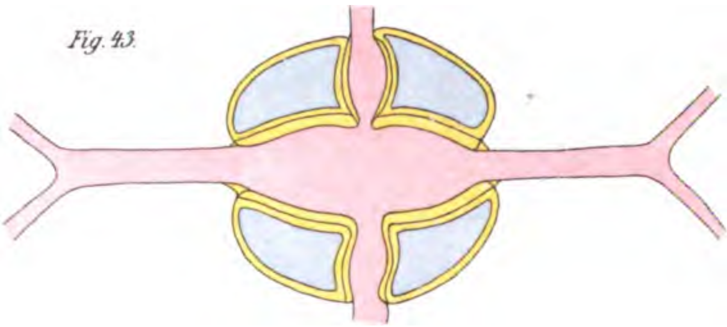


Fig. 44.

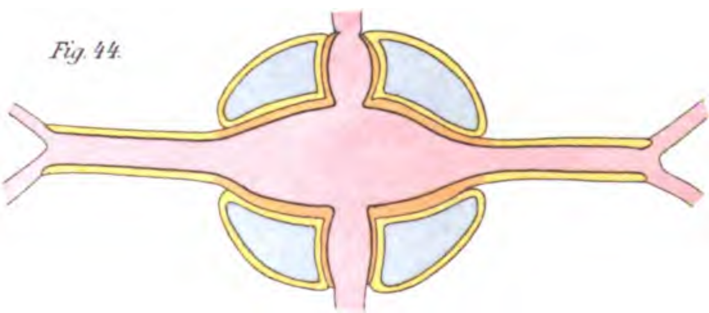
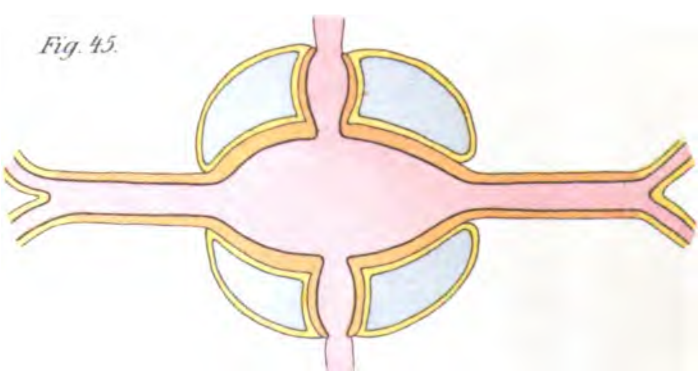
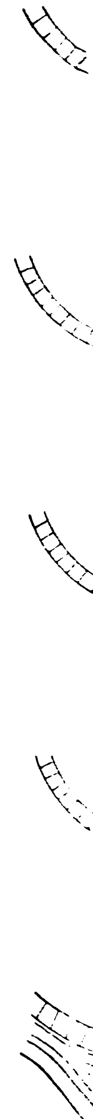


Fig. 45.





Lang del

Verlag von Gustav

Fig. 46.

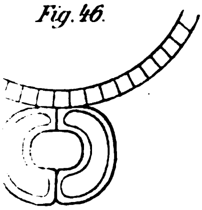


Fig. 47.

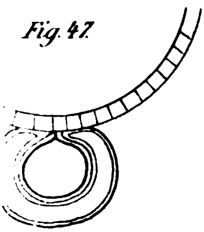


Fig. 48.

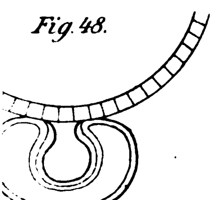


Fig. 49.

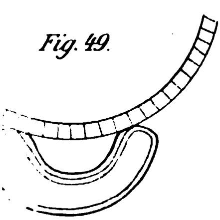


Fig. 50.

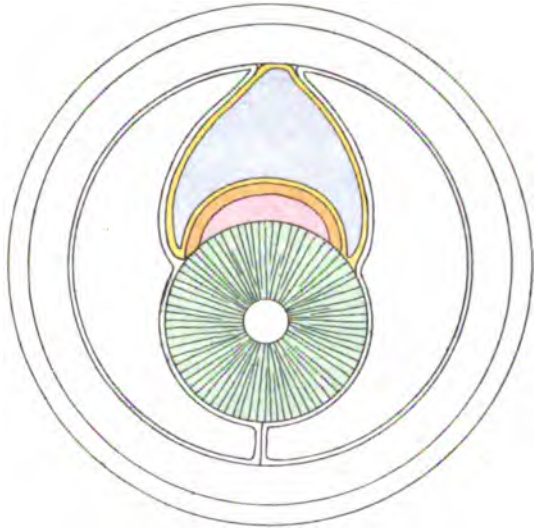


Fig. 51.

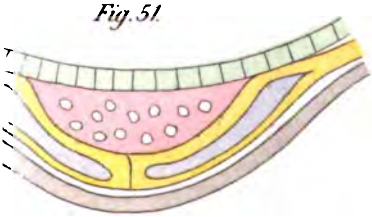


Fig. 52.

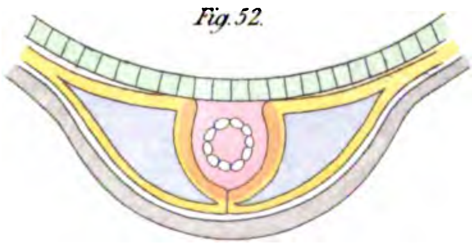
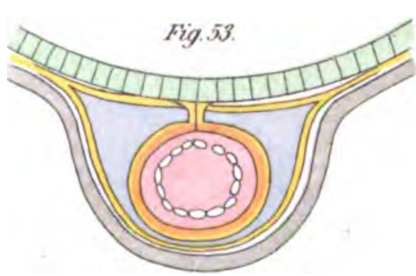


Fig. 53.



scher in Jena. Lithographie v. E. Schaal, Jena.

Fig. 56.

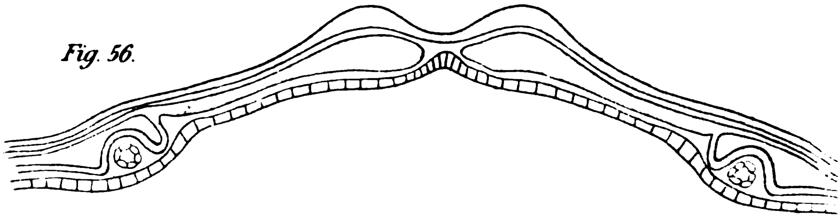
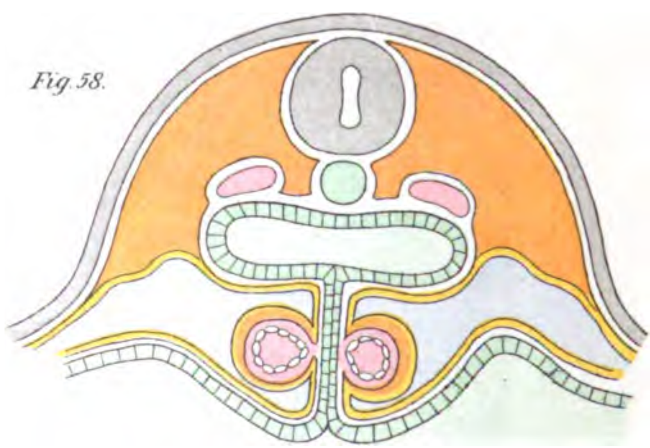


Fig. 57.



Fig. 58.



Lang del.

Verlag von Gustav

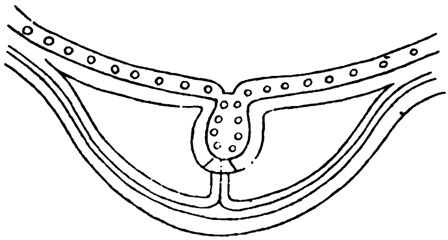


Fig. 54.

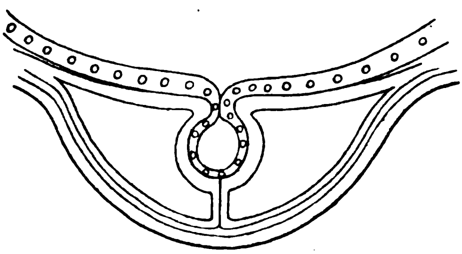


Fig. 55.

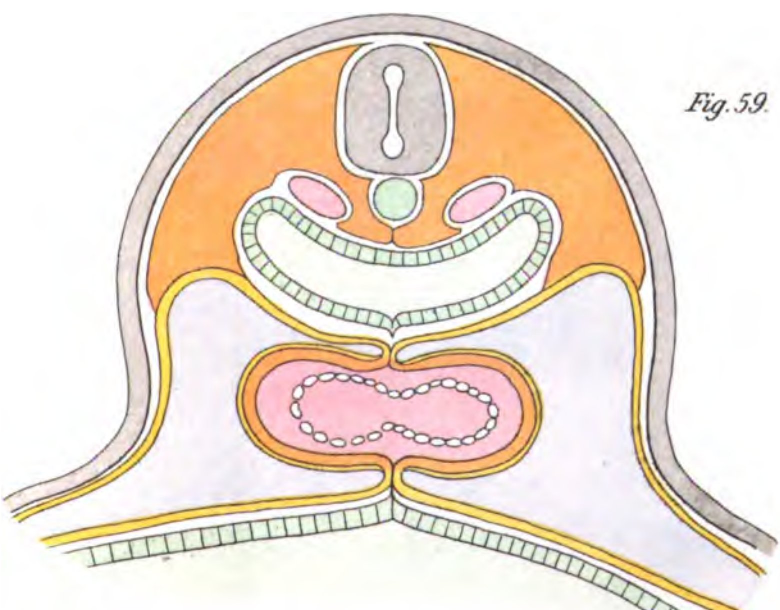
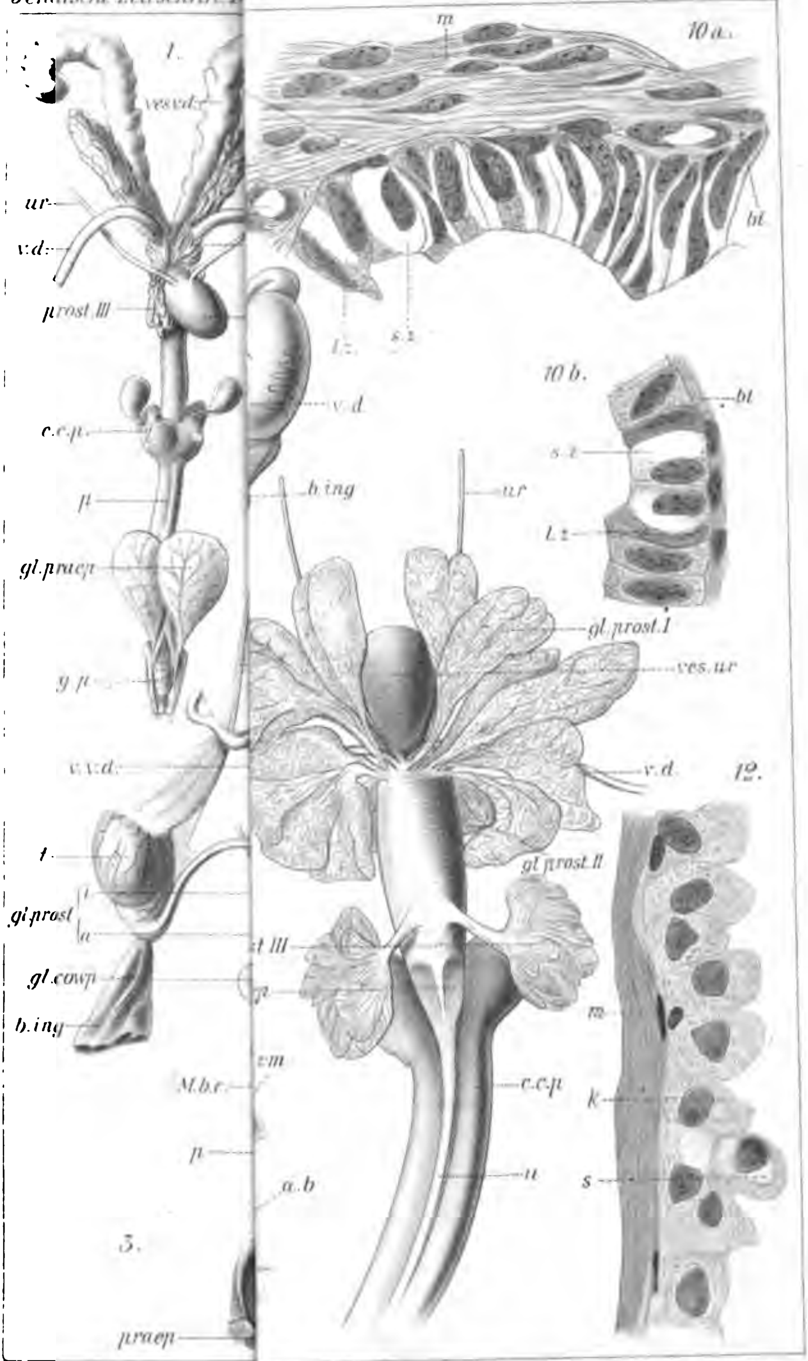


Fig. 59.

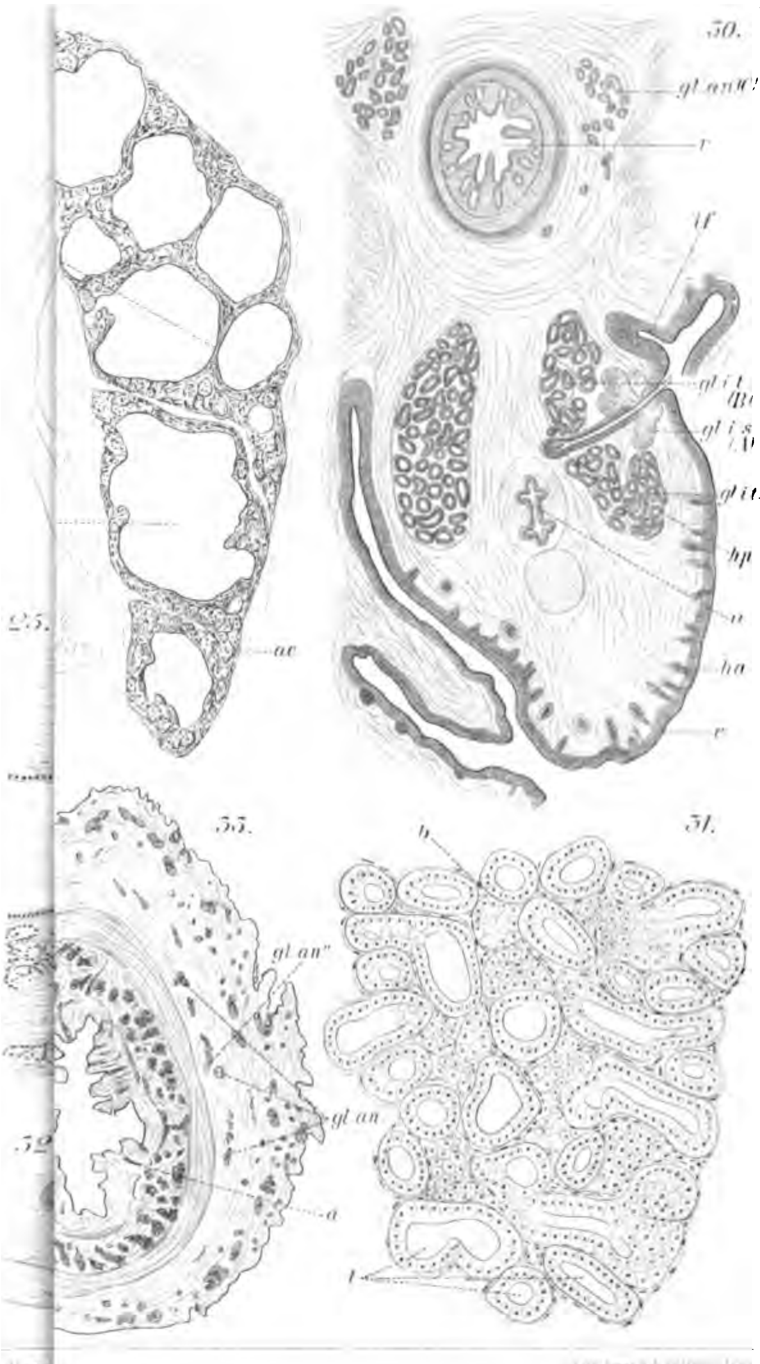
ischer in Jena. Lithographie v E Schaal. Jena.

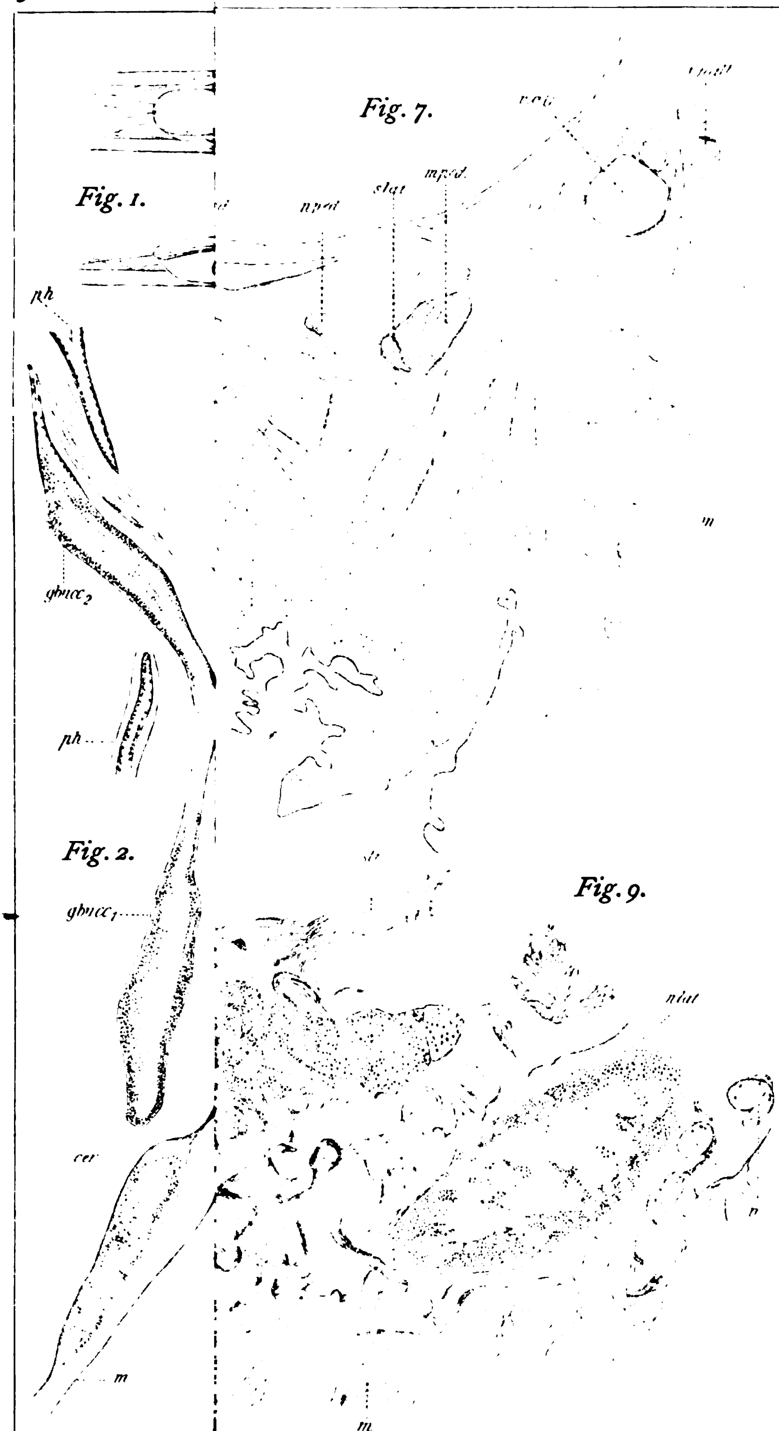


Lith.Anst.v.A.Giltsch,Jena.



Pauther gez. Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena


30.
r
gl i t
gl i s
hp
u
ha
e
25.
ae
33.
31.
b
gl an''
gl an
a
l
32.



Wettstein del.

P. Weise, Lith., Jena.

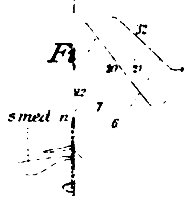


Fig. 19.



Fig. 13.

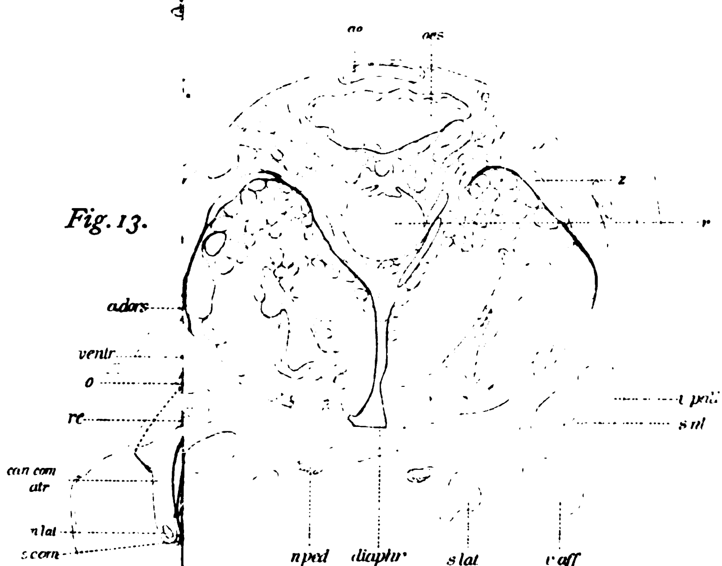
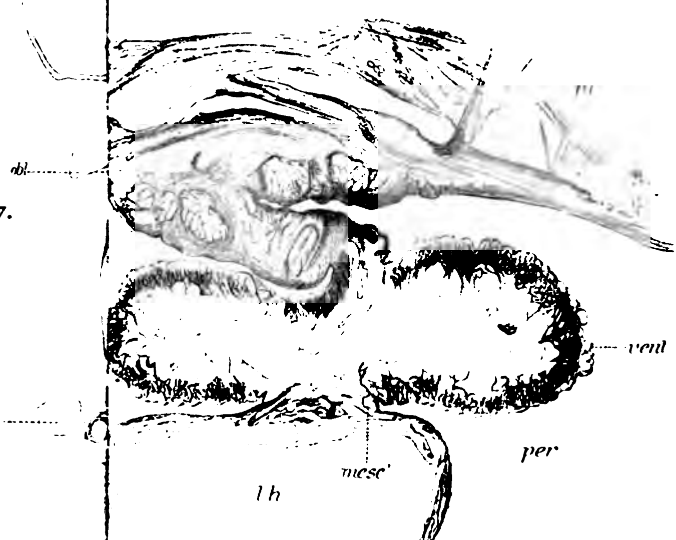
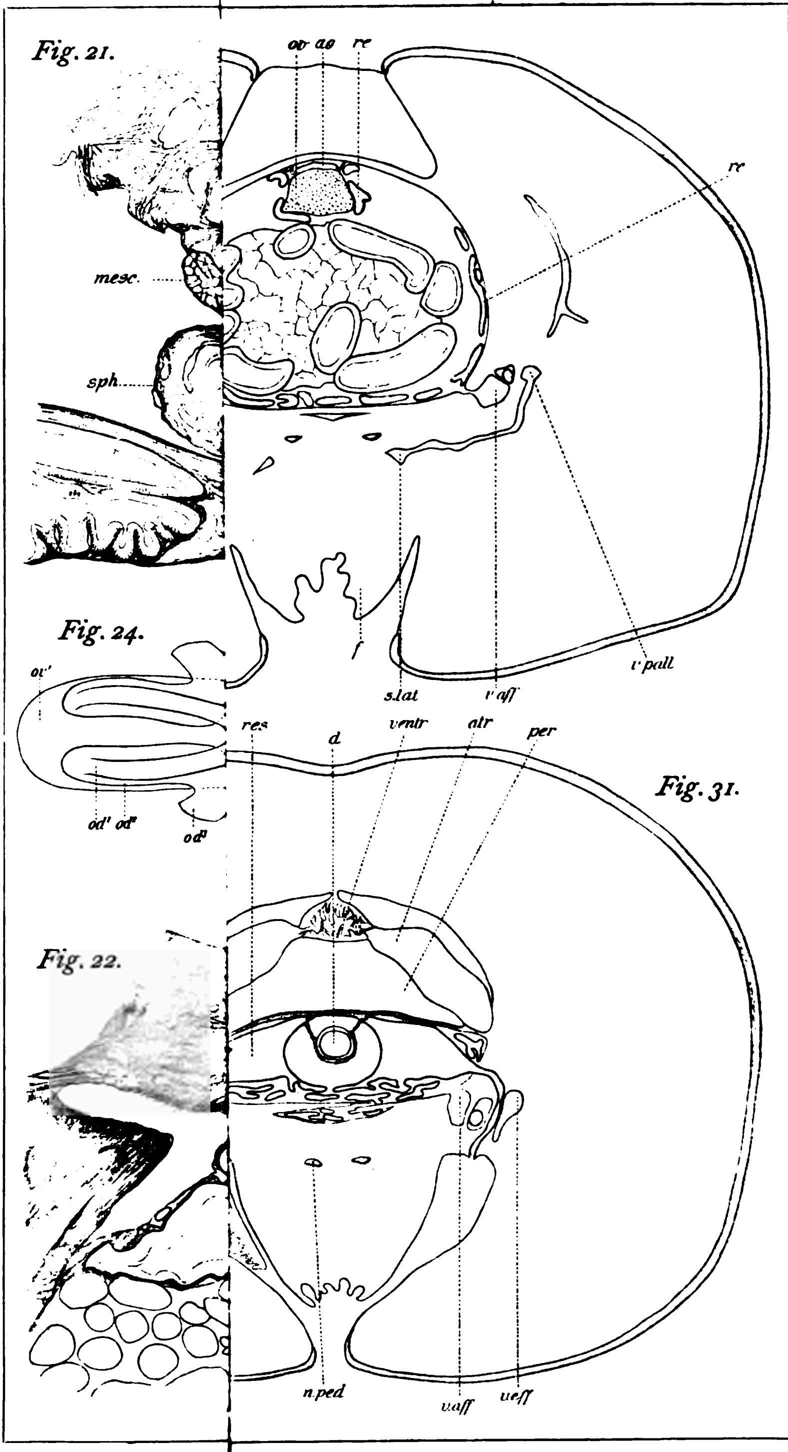


Fig. 17.

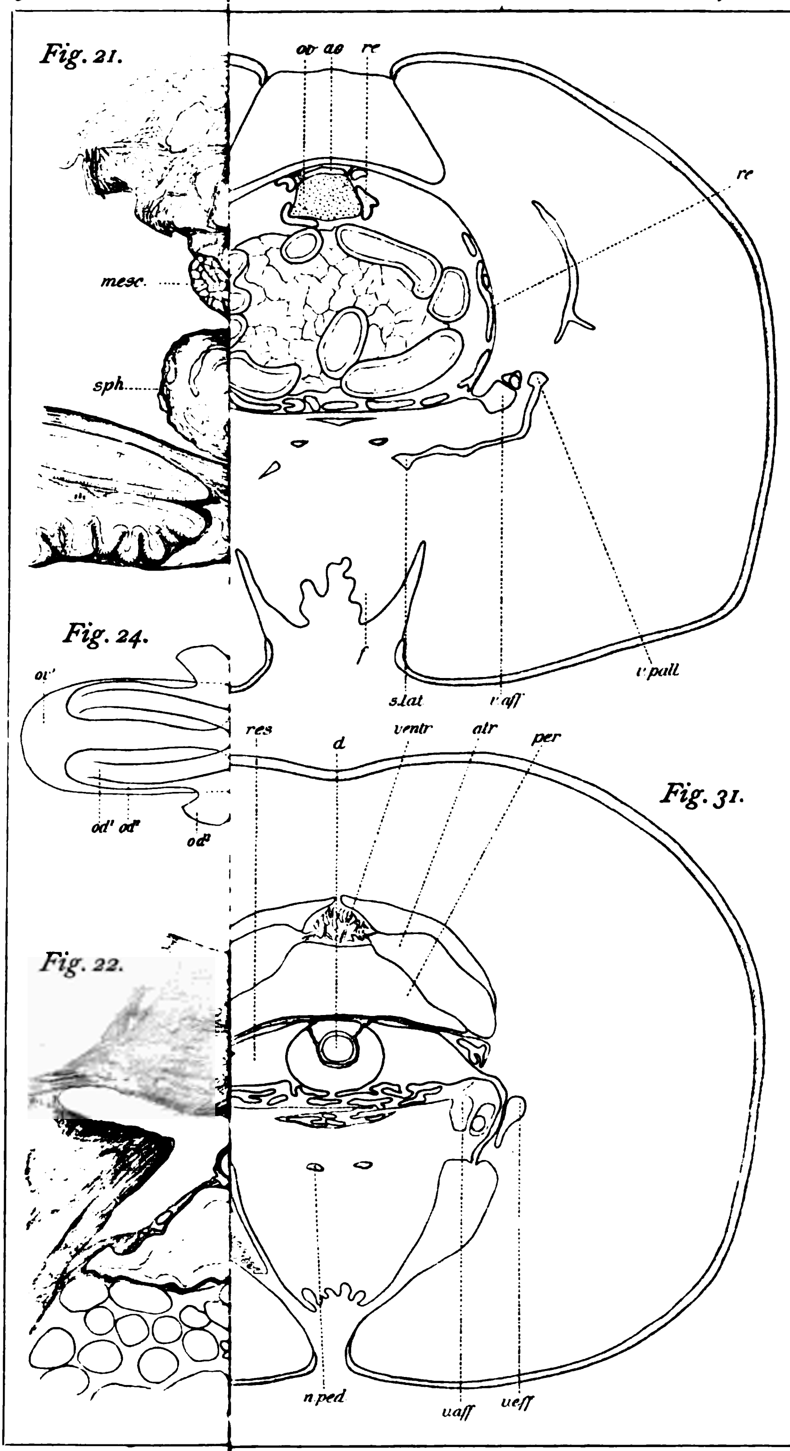


Wettstein del. P. Weise, Lith., Jena.



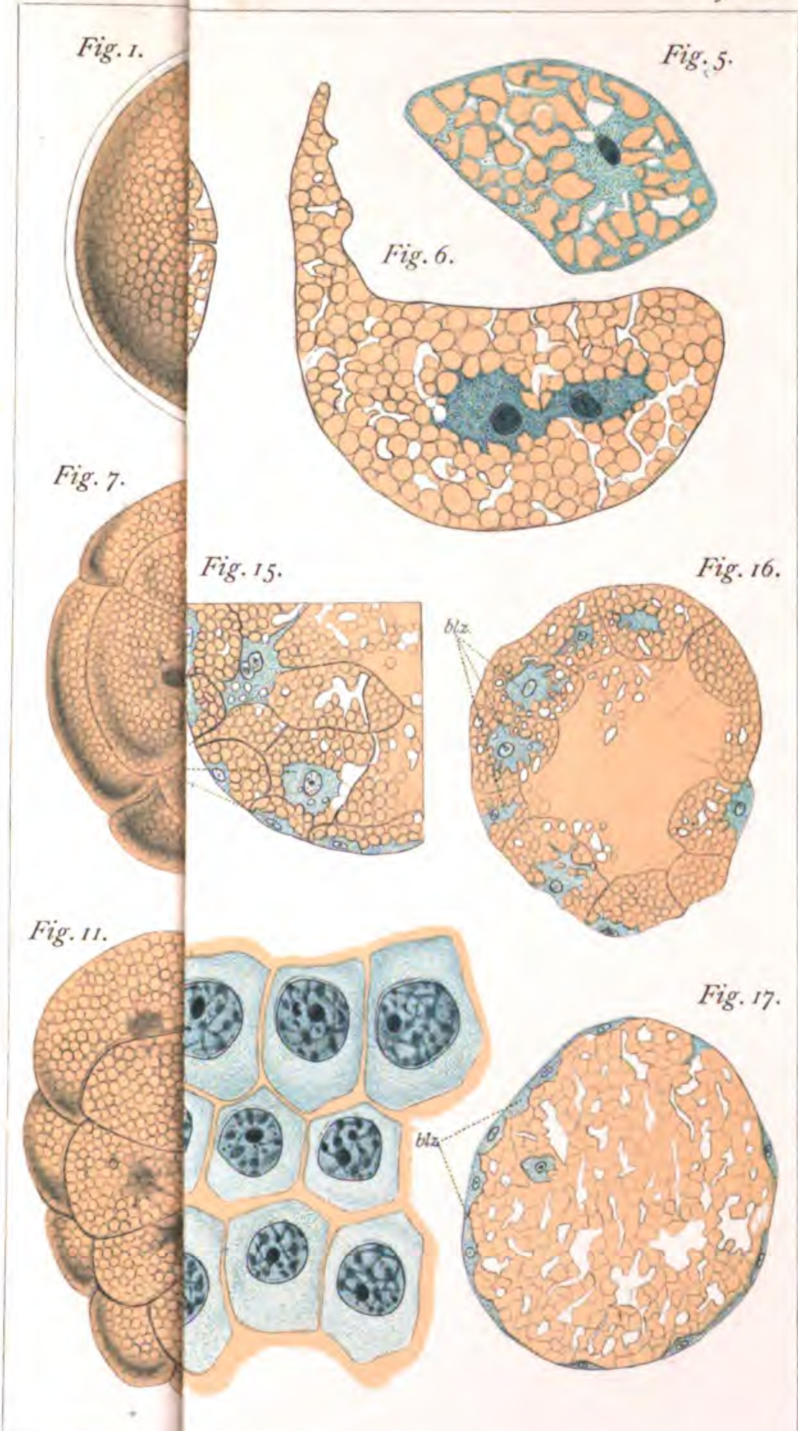
Wettstein del.

P. Weise, Lith., Jena.



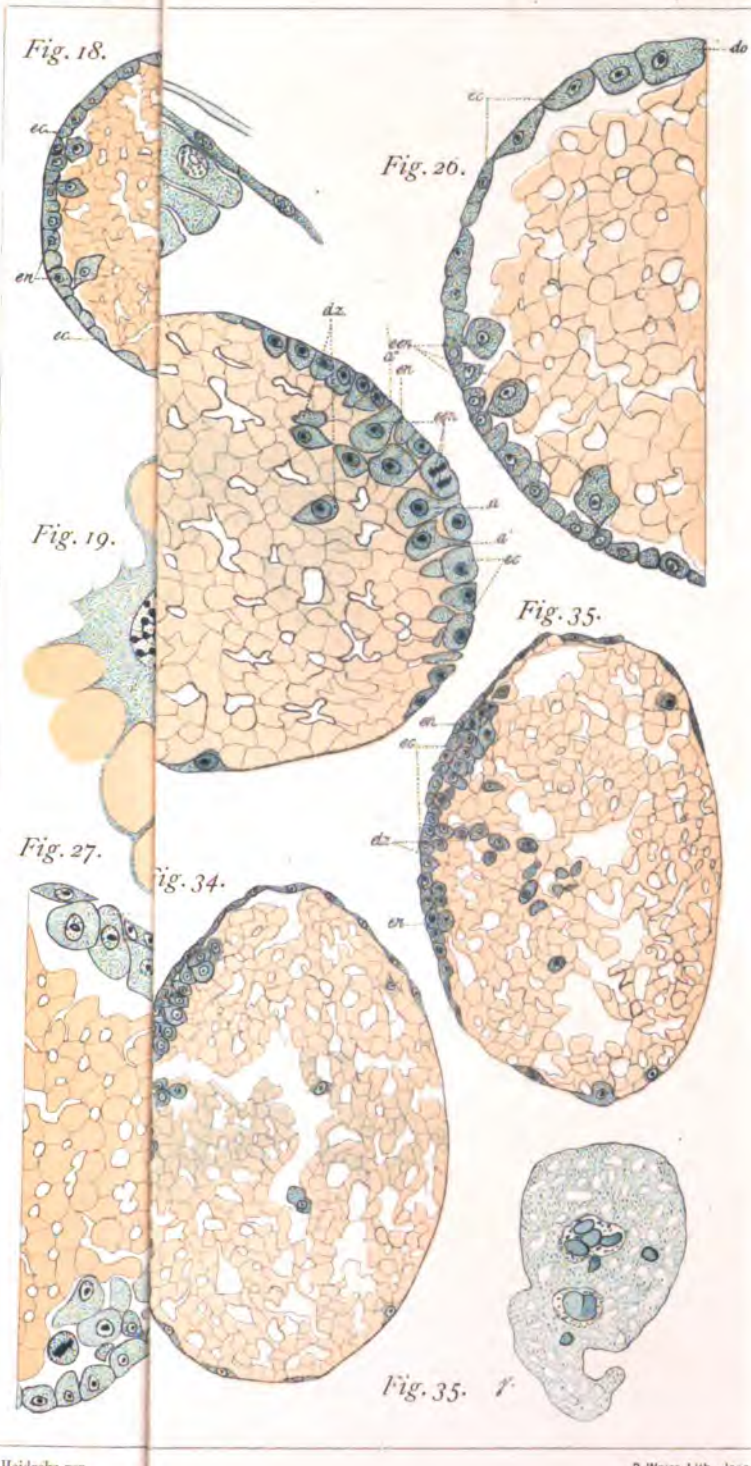
Wettstein del.

P. Weise, Lith., Jena.

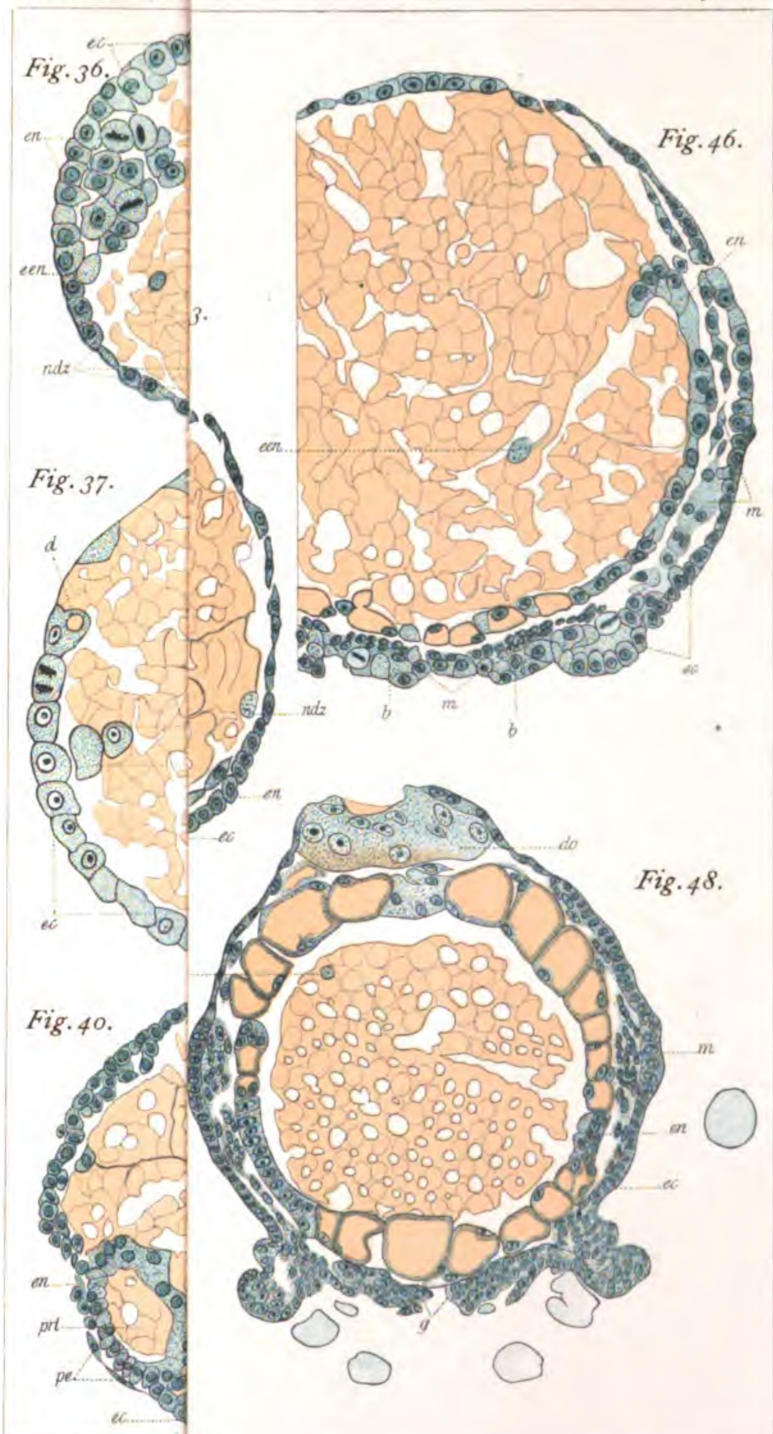


P. Heidecke gez.

P. Weise, Lith., Jena.

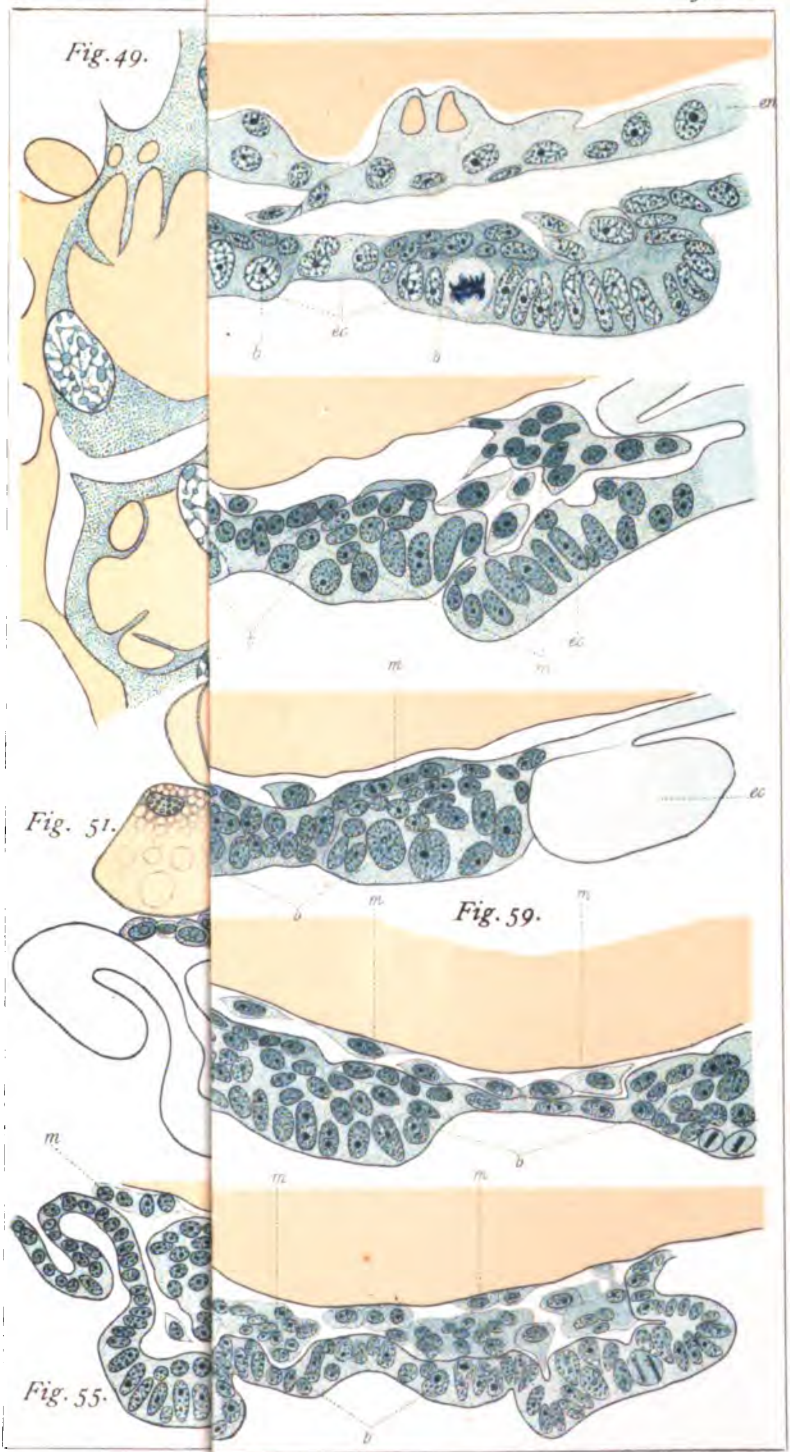


P. Heidecke gez. P. Weise, Lith., Jena.



P. Heidecke gez.

P. Weise, Lith., Jena.



P. Heidecke gez. P. Weise, Lith., Jena.

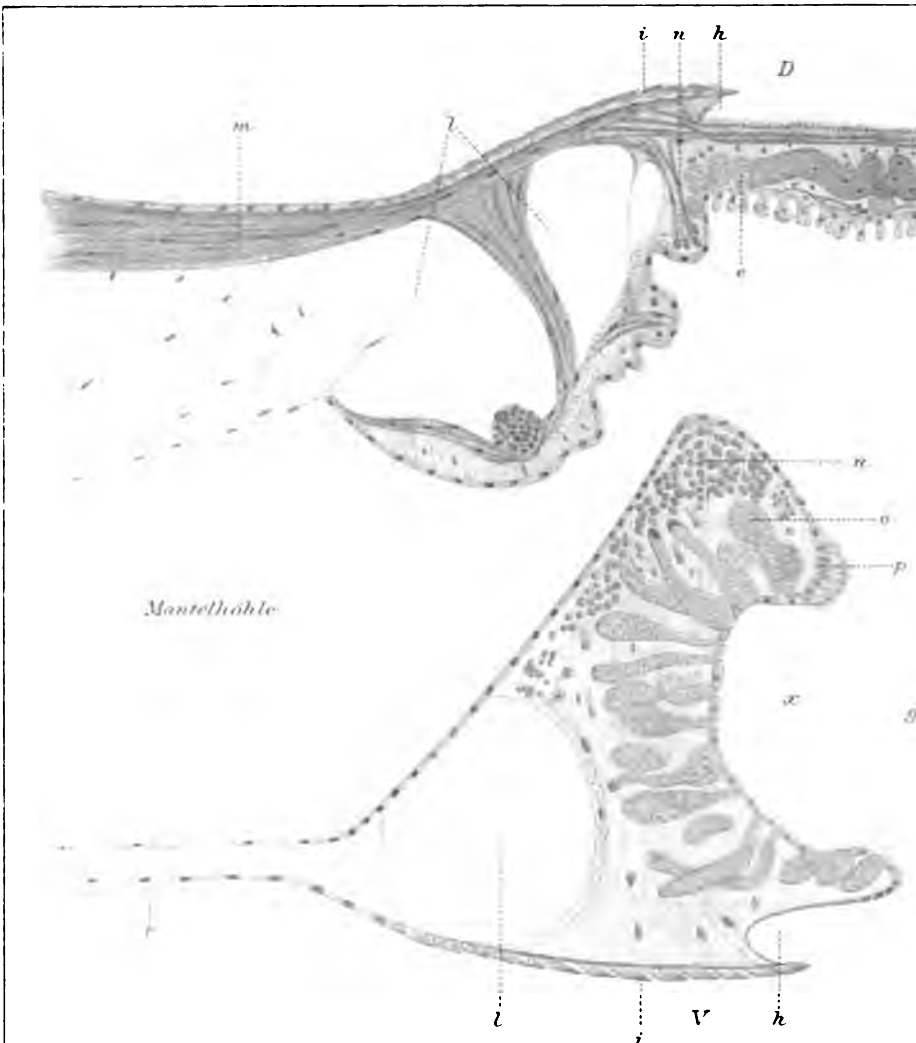
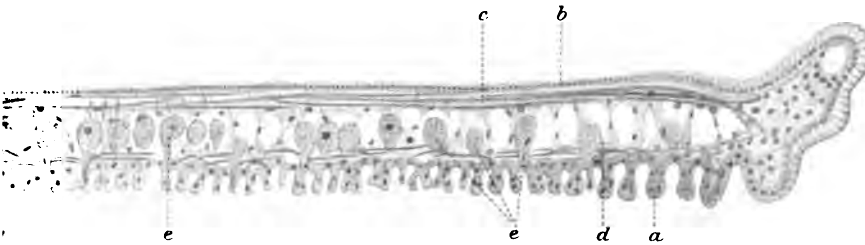


Fig. 1.

Verlag v. Gust



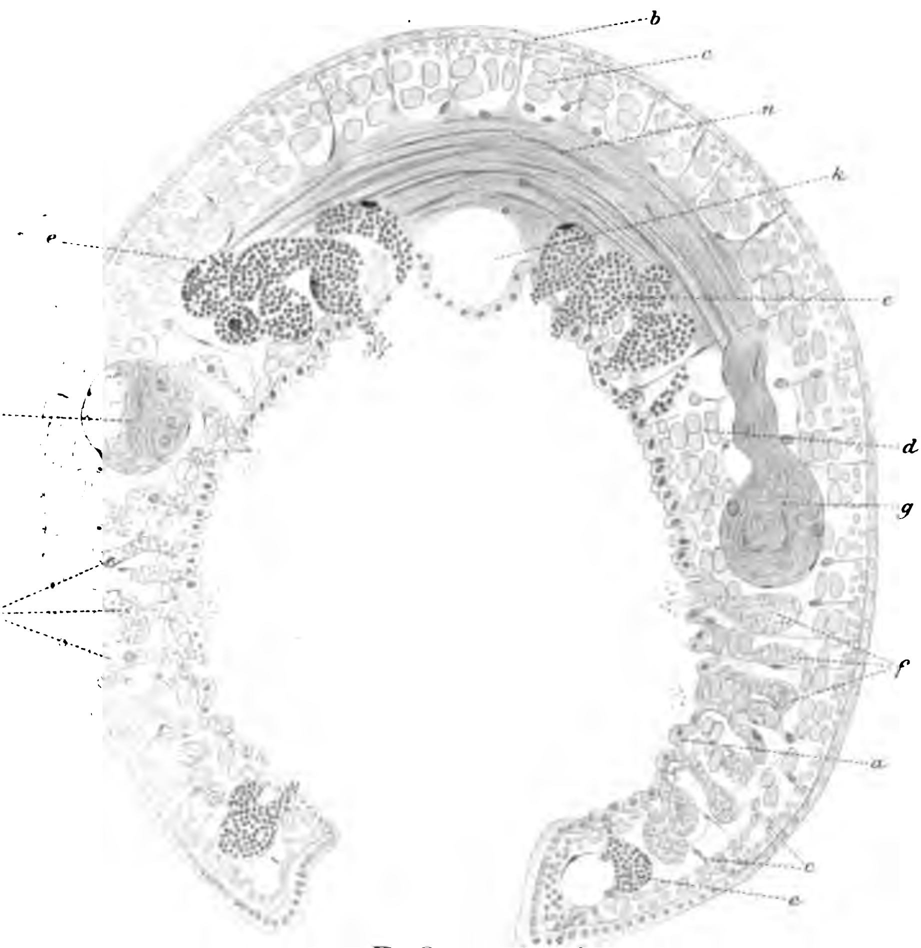


Fig. 2.

Fischer, Jena.
Lith Anst v K Wesser Jena

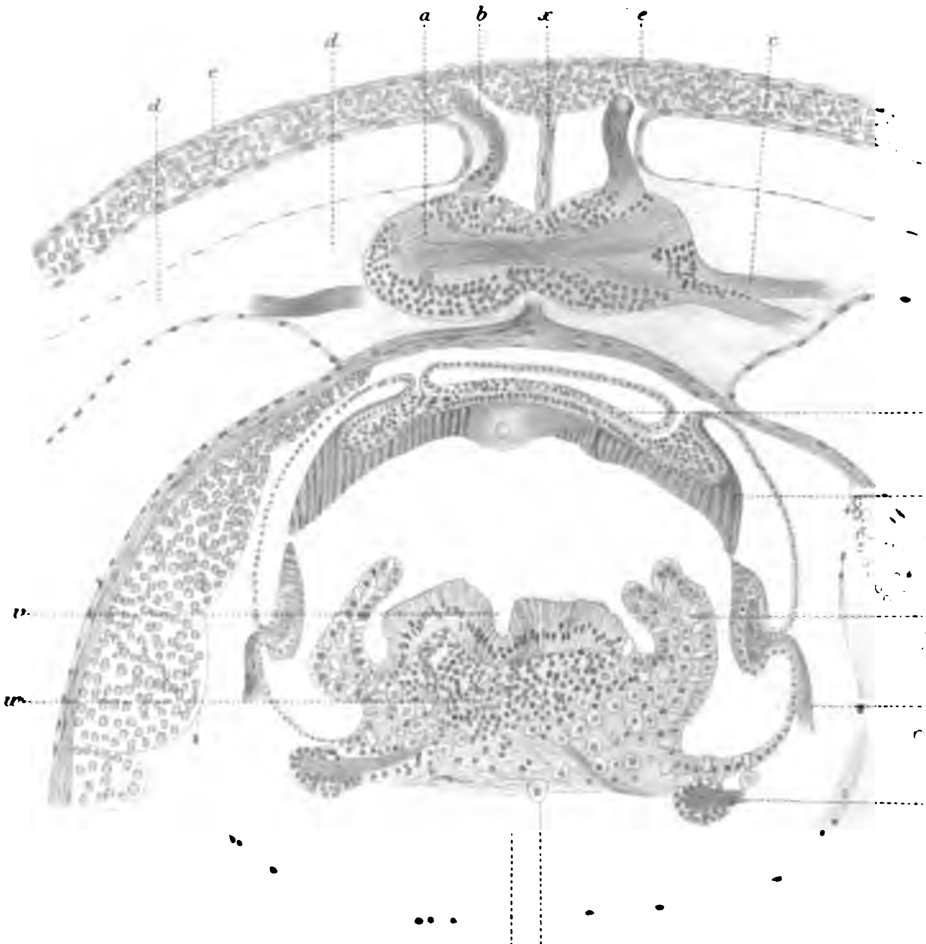
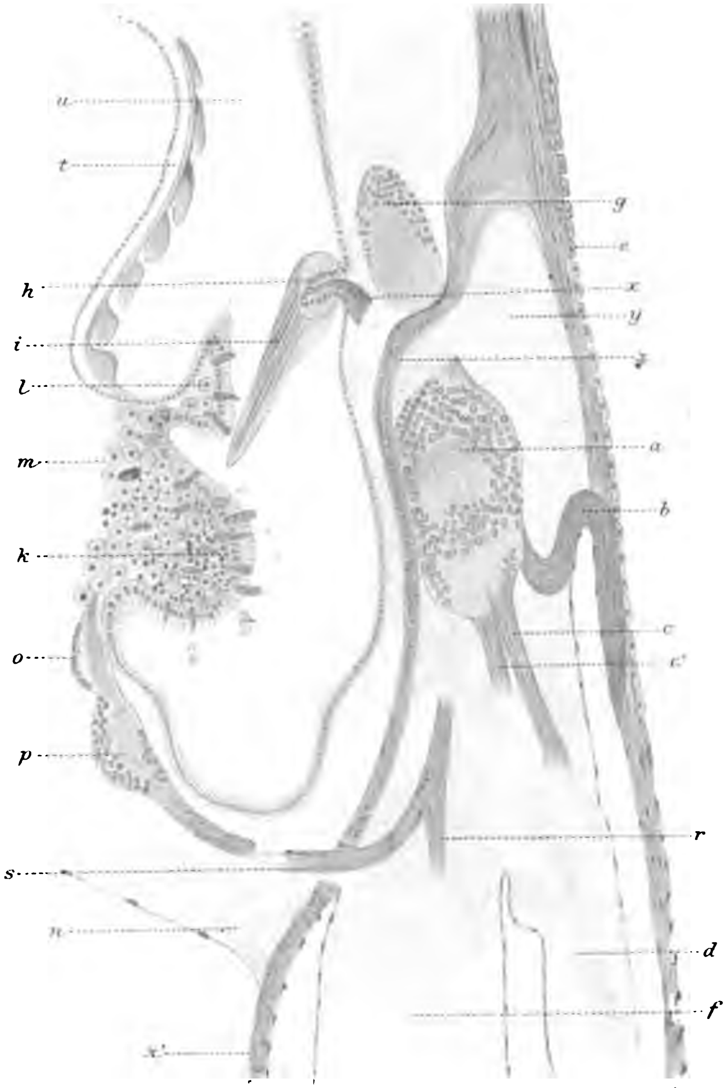


Fig. 3.



Fig. 5

Verlag v Gustav



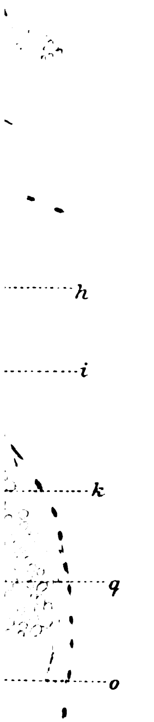


Fig. 4.

Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena
ischer, Jena.

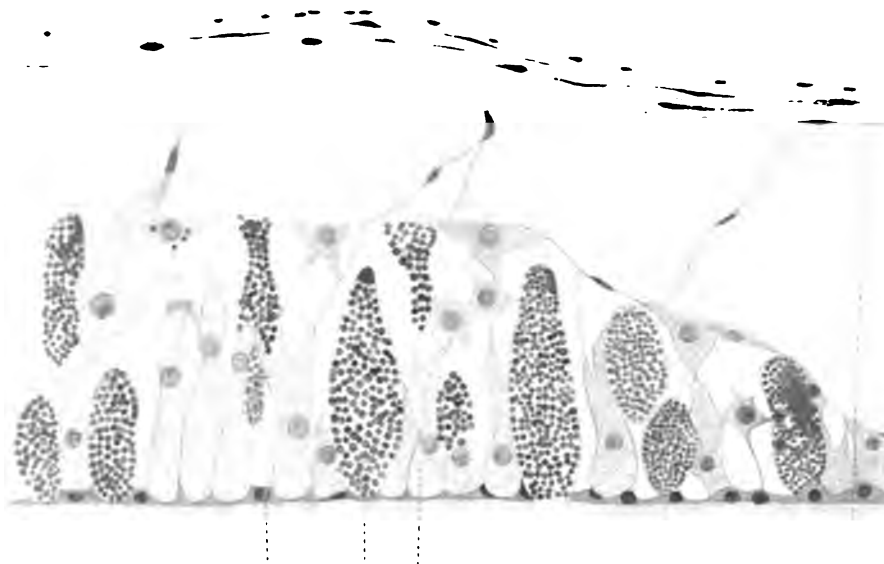


Fig. 6.

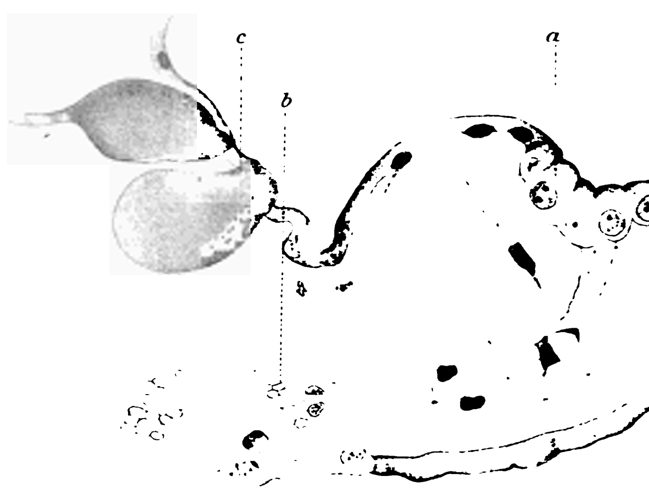
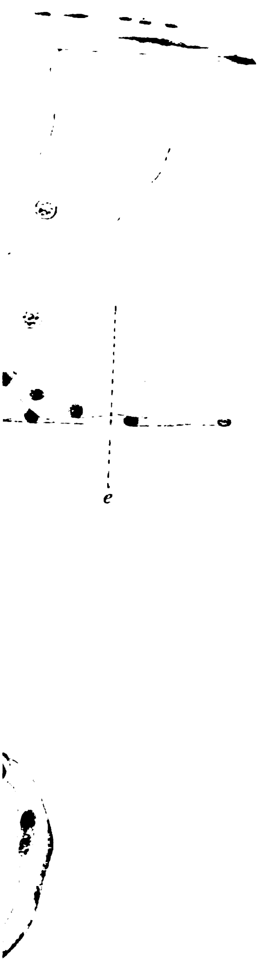


Fig. 8.



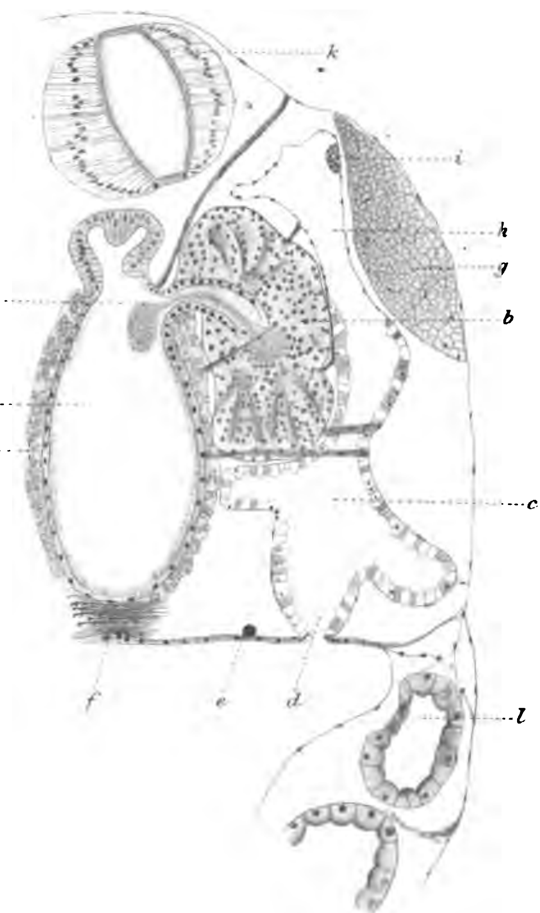
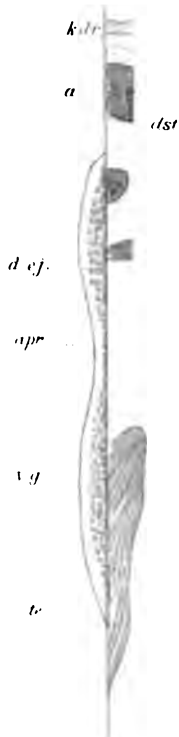


Fig. 7.

Fischer, Jena.



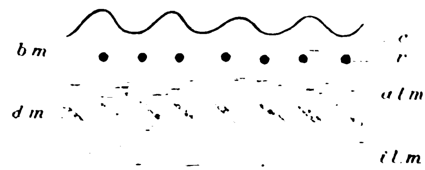
10a.



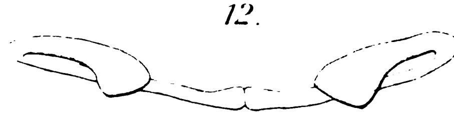
11.



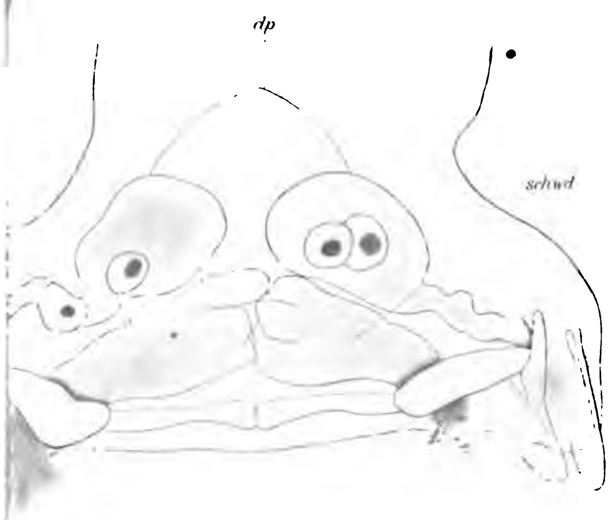
10b.

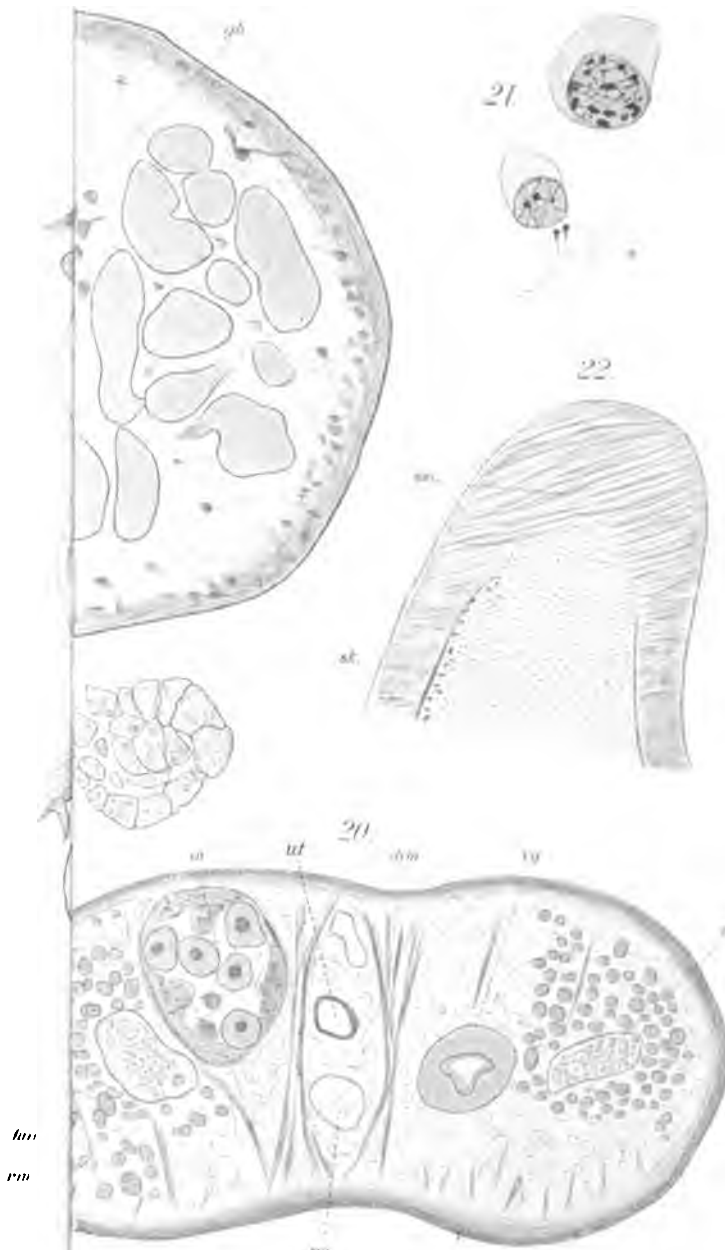


12.

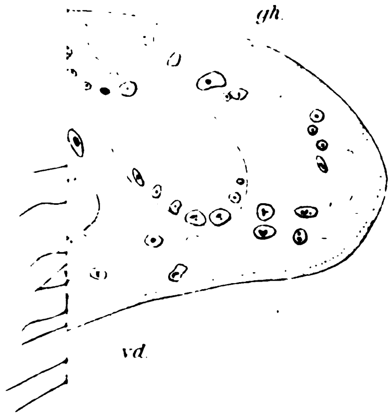


9.

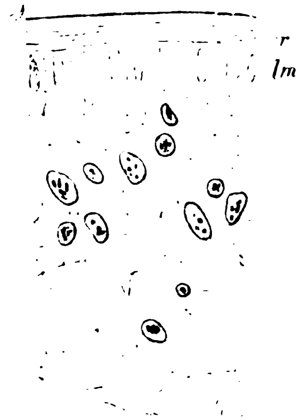


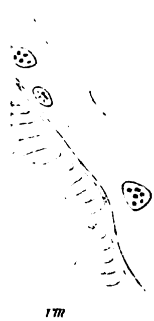


ium molae.



31.



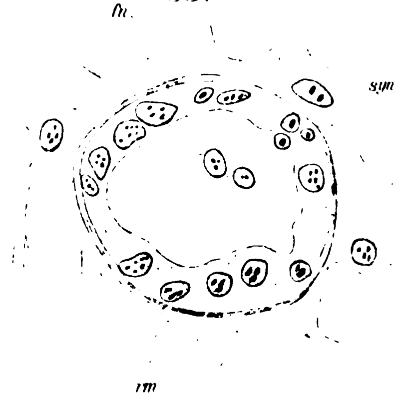


32.





33.



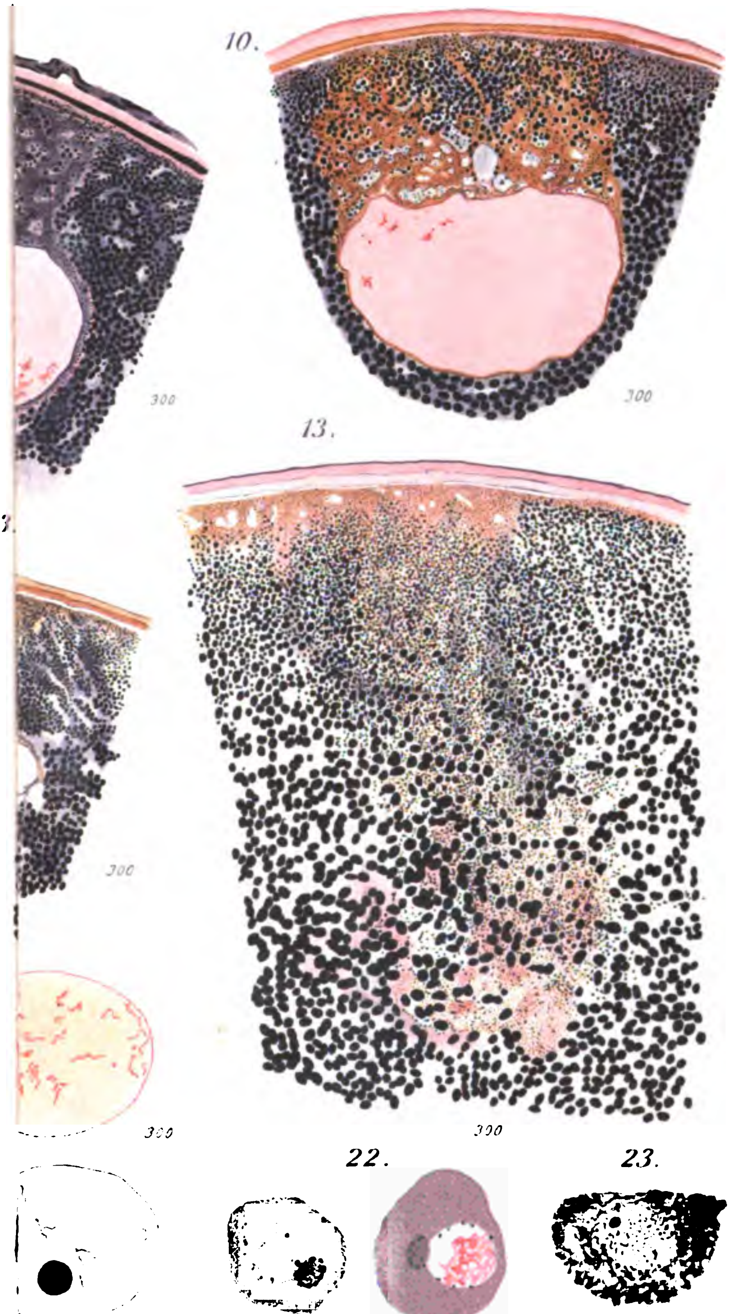
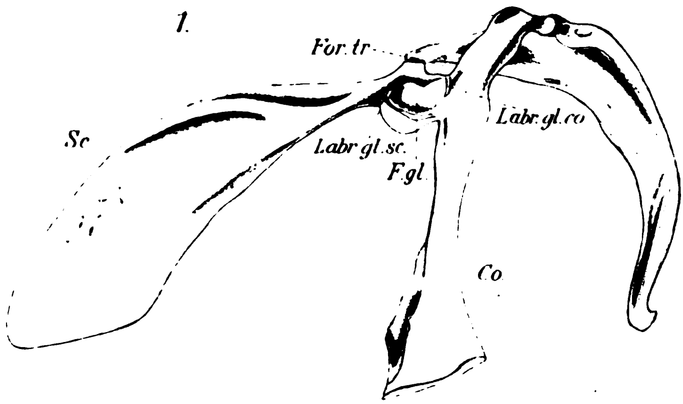


Fig 1

Lith. Anst. v. A. [illegible] in Jena

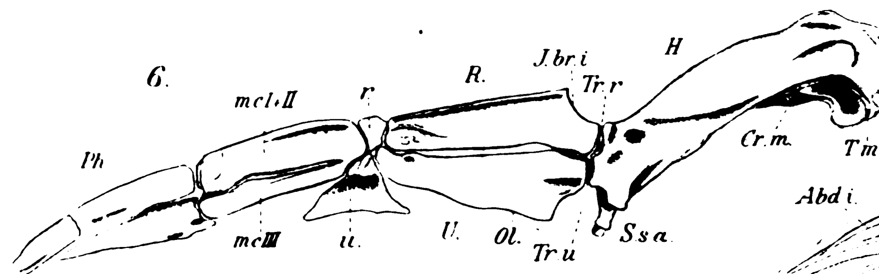
1.

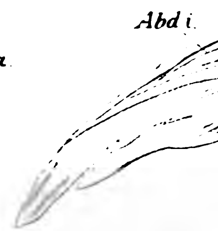

For. tr.
Sc
Labr. gl. sc.
F. gl.
Labr. gl. co
Cl.
Co

3.

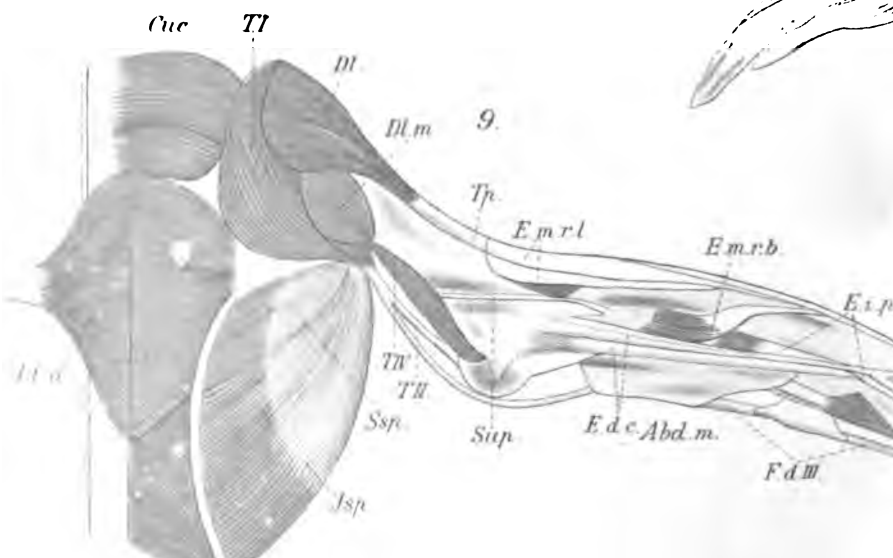


6.

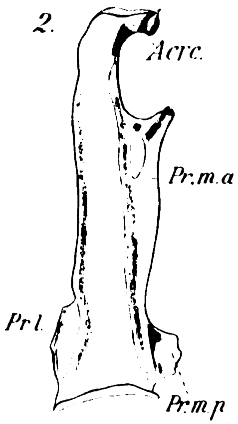

J. br. i
H
R.
Tr. r
mc I + II
r.
Ph
Cr. m.
Tm.
mc III
u.
U.
Ol.
Tr. u
S s a.


Abd. i.

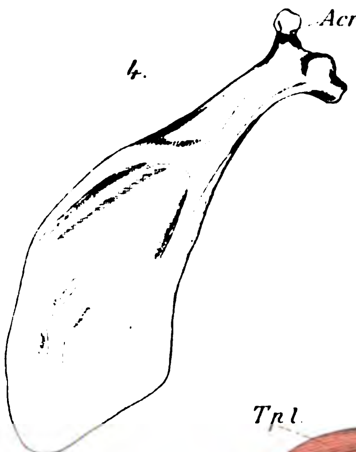
9.


Cuc
TI
Dl
Dl. m
Tp.
E. m. r. l
E. m. r. b.
E. s. p.
TII'
TII
Ssp.
Sup.
E. d. c.
Abd. m.
F. d. III
Jsp.

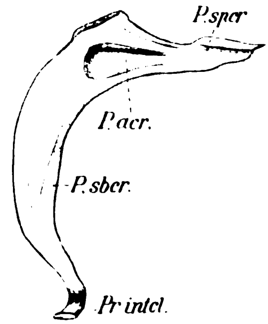
2.



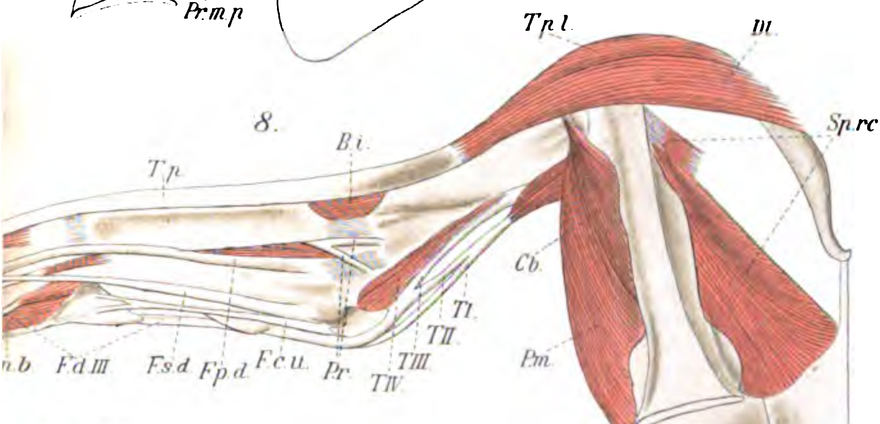
4.



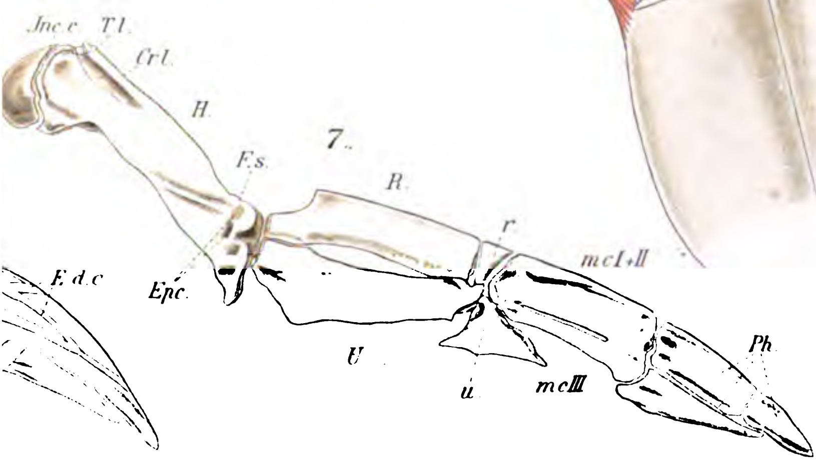
5.



8.

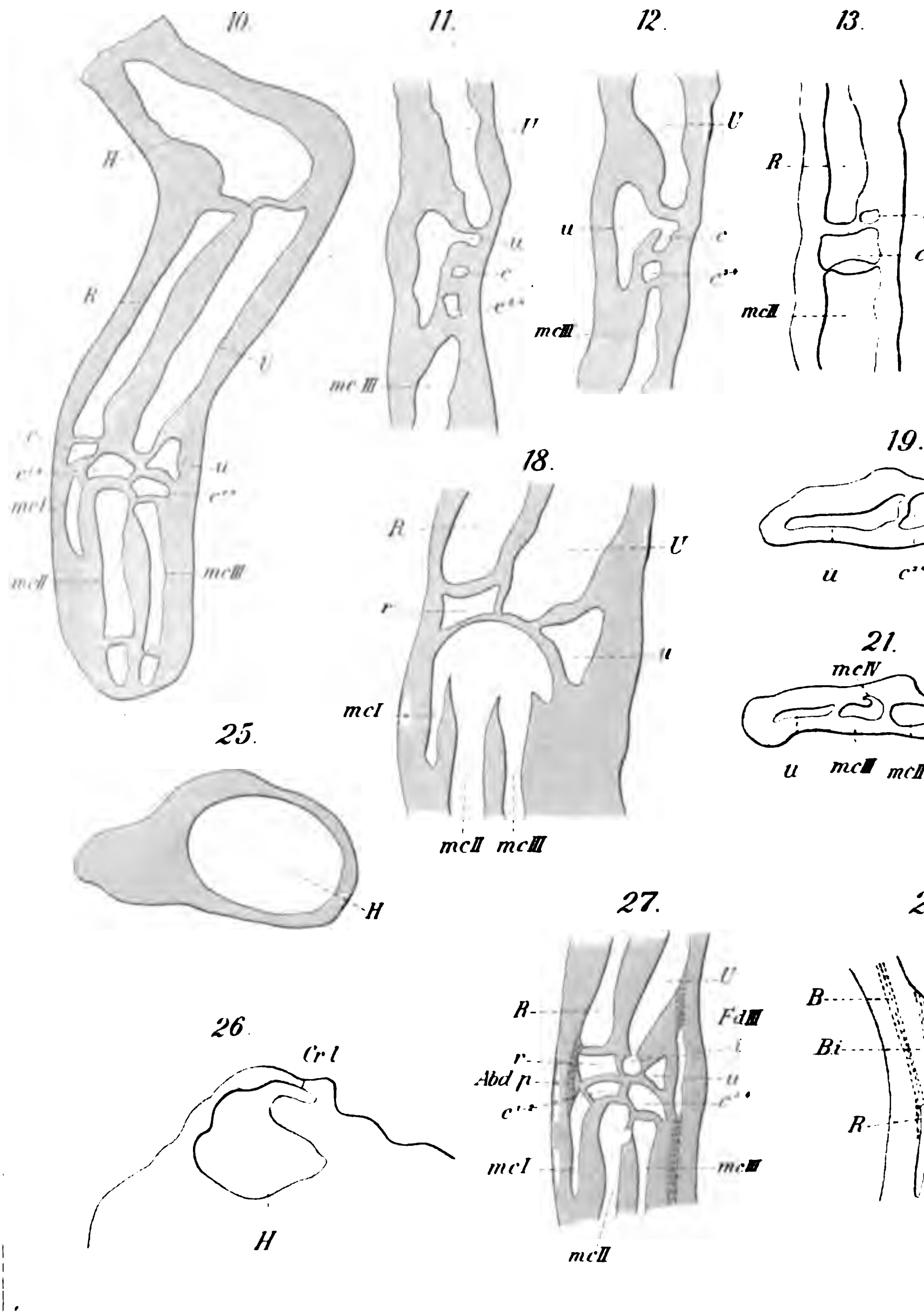


7.



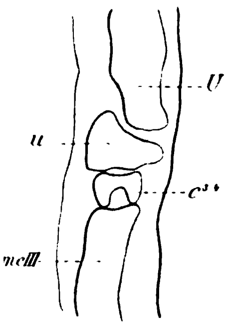
...scher, Jena.

Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.

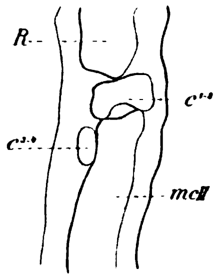


Verl v Gustav

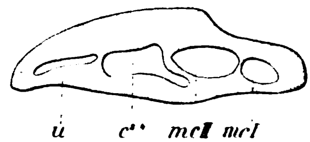
14.



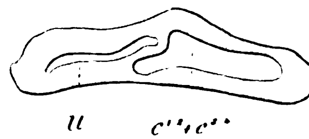
15.



16.

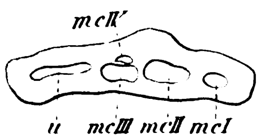


17.





20.

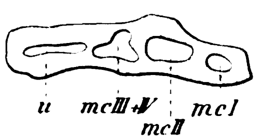


23.

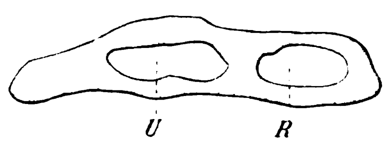


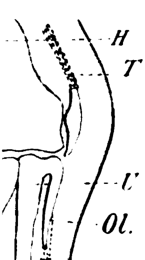


22.

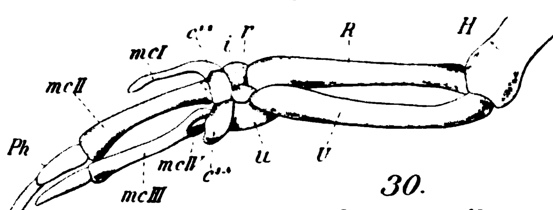


24.

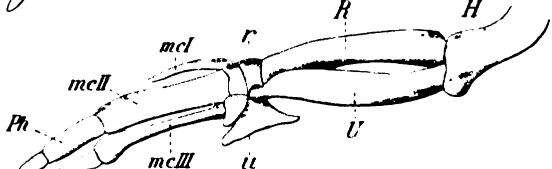


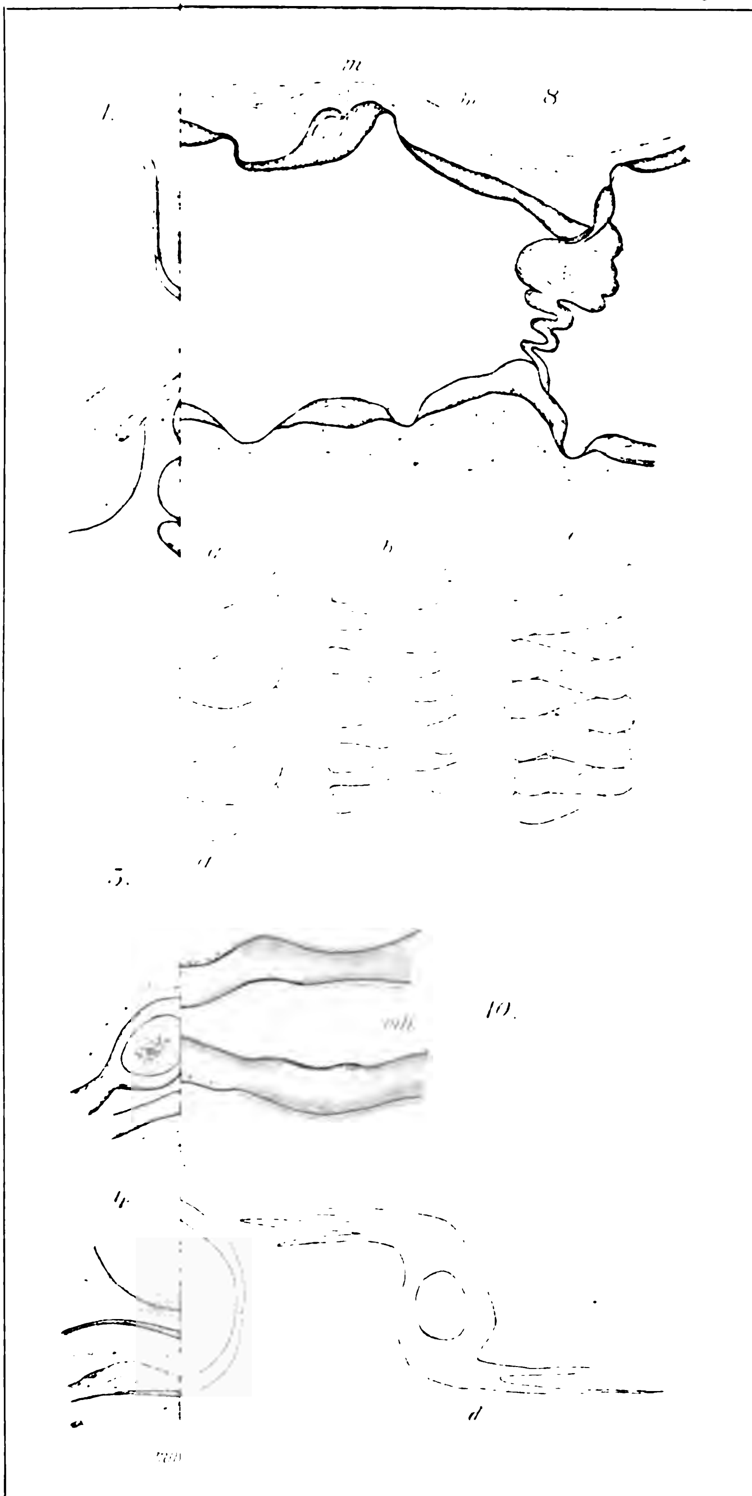


29.

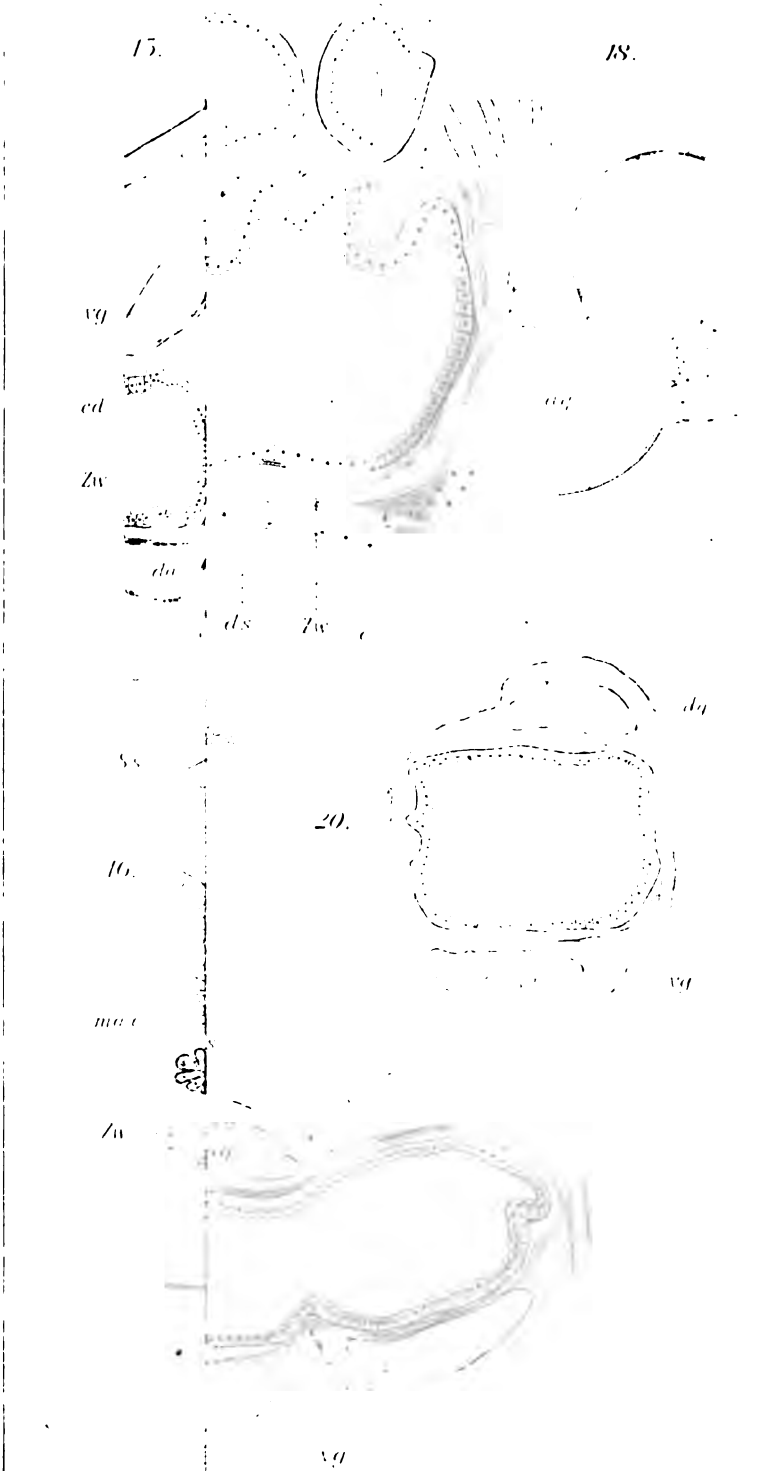


30.



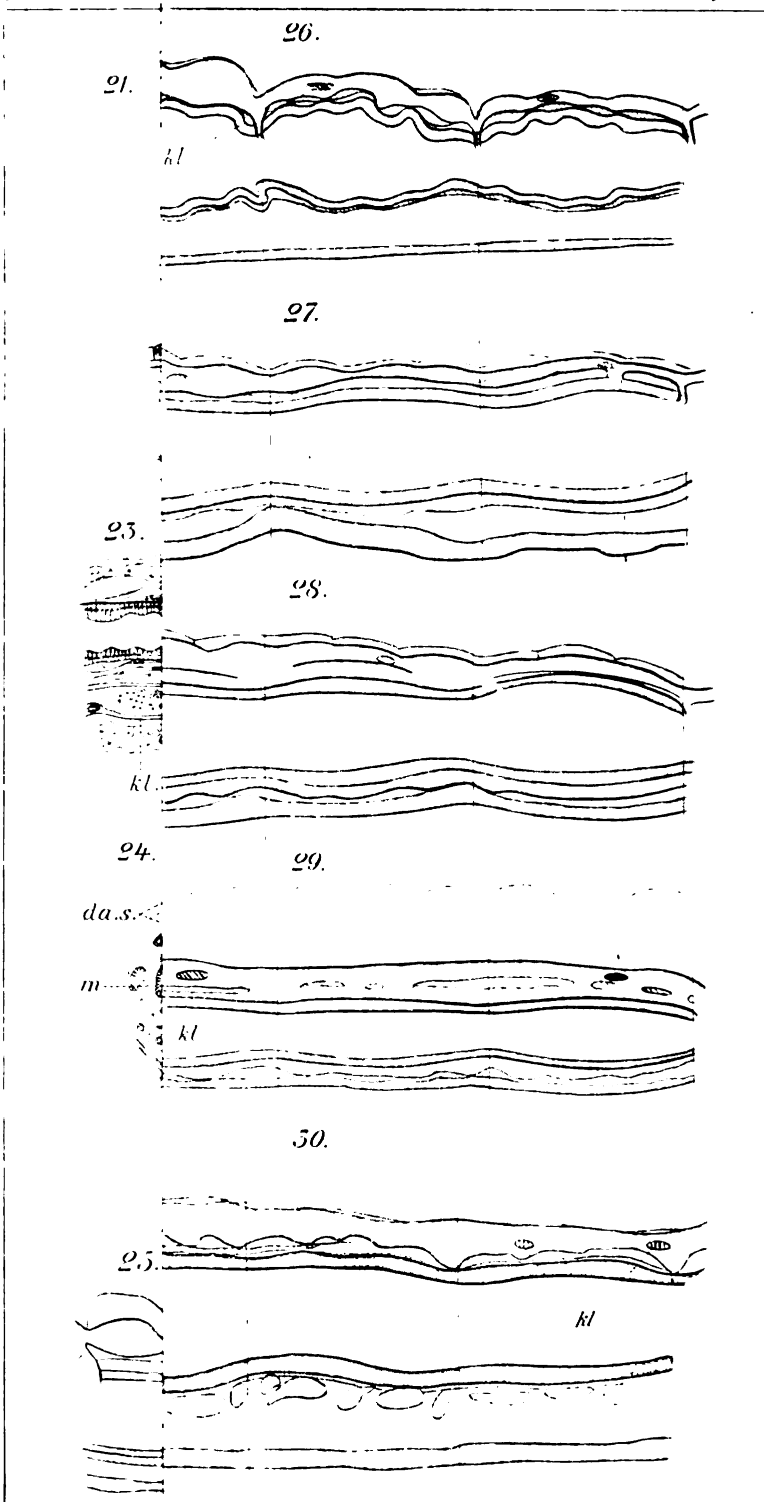


Arnesen. P. Weise, Lith., Jena.



Arnesen.

P. Weise, Lith., Jena.



Arnesen. P. Weise, Lith., Jena.